Evolutive Palökologie der Placodontier
(Placodus, Henodus; Euryapsida, Trias)

DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
Tübingen

vorgelegt von
CHRISTIANE VOGT
aus Jever/Oldbg.

1983

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Evolutive Palökologie der Placodontier
(Placodus, Henodus; Euryapsida, Trias)

DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Geowissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität
Tübingen

vorgelegt von
CHRISTIANE VOGT
aus Jever/Oldbg.

1983

Tag der mündlichen Prüfung:	24. Oktober 1983
Dekan:	Prof.Dr. G.Kohlhepp
1. Berichterstatter:	Prof.Dr. F.Westphal
2. Berichterstatter:	Priv.-Doz.Dr. W.-E.Reif

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	3
I.1. Themenstellung und Arbeitsmethoden	3
I.2. Arbeitsmaterial	5
II. Placodus gigas AGASSIZ 1833	9
II.1. Osteologische Beschreibung	9
II.1.1. Vorderextremität	9
II.1.2. Hinterextermität	10
II.1.3. Becken	11
II.1.4. Schultergürtel	11
II.1.5. Wirbelsäule und Rippen	12
II.1.5.1. Halswirbel	12
II.1.5.2. Präsacrale Rumpfwirbel	12
II.1.5.3. Sacralwirbel	13
II.1.5.4. Schwanzwirbel	14
II.1.6. Dermalskelett	15
II.2. Form und Funktion (Funktionelle Betrachtung der einzelnen Elemente)	15
II.2.1. Biomechanische Analyse	15
II.2.1.1. Rumpf	15
II.2.1.2. Becken	16
II.2.1.3. Schultergürtel	17
II.2.1.4. Extremitäten	19
II.2.1.4.1. Hinterextremität	19
II.2.1.4.2. Diskussion zum Humerus	20
II.2.2. Vergleichende Analyse	23
II.2.2.1. Vergleich von Placodus mit Amblyrhynchus und Conolophus	23
II.3. Zur aquatischen Lokomotion	26
II.3.1. Aquatische Lokomotionsarten bei Wirbeltieren	26
II.3.2. Zur Schwimmweise von Amblyrhynchus und Placodus	26
II.4. Ernährung und Ökologie von Placodus	30
II.5. Vergleich von Placodus mit Paraplacodus - einer anderen ungepanzerten Placodontier-Gattung	32

UNIV. LEIDEN EML

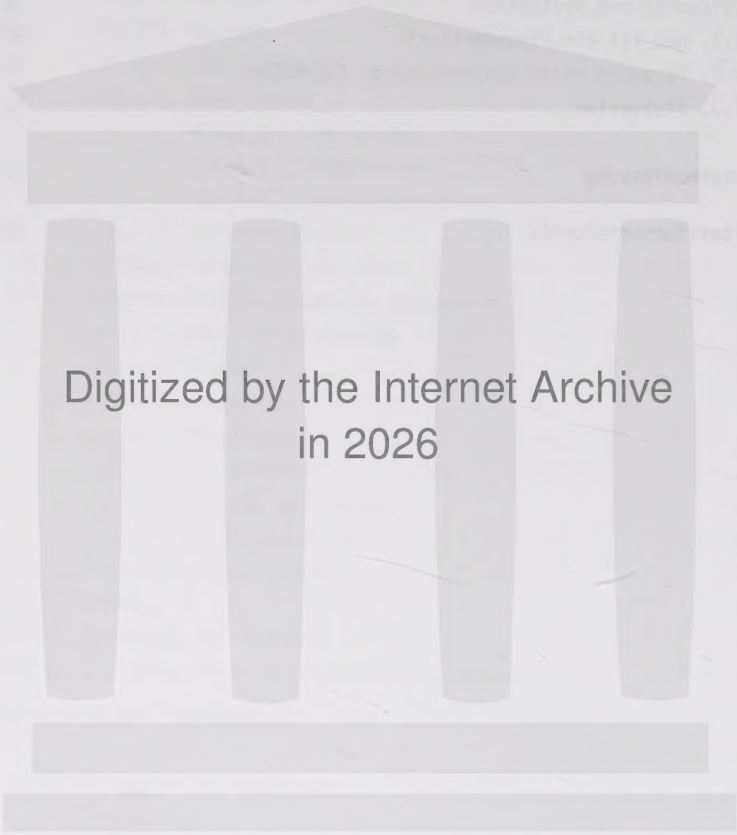
	Seite
III. Henodus chelyops HUENE 1936	33
III.1. Stratigraphie	33
III.2. Osteologische Beschreibung	34
III.2.1. Vorderextremität	34
III.2.2. Hinterextremität	36
III.2.3. Becken	37
III.2.4. Schultergürtel	37
III.2.5. Wirbelsäule	38
III.2.5.1. Halswirbel	38
III.2.5.2. Rumpfwirbel	39
III.2.5.3. Schwanzwirbel	39
III.2.6. Dermaler Panzer	40
III.3. Henodus - eine Schildkröte?	42
III.4. Vergleich Henodus/Chelydra serpentina	43
III.4.1. Chelydra serpentina	43
III.4.2. Henodus	44
III.5. Lokomotionsmodelle	47
III.5.1. Morphologie	47
III.5.2. Extremitäten	48
III.5.3. Schwanz und Sacrum	49
III.5.4. Caudalmuskulatur	49
III.6. Die Lokomotion von Henodus	51
III.7. Atmung	54
III.8. Ernährung und Ökologie	56
III.9. Zur Lokomotion von Placochelys placodonta	59
IV. Das Gebiß der Placodontier	61
IV.1. Zahnaufbau	61
IV.2. Zahnform- und Skulptur	61
IV.3. Zahnersatz	63
IV.4. Zahnreduktion	63
IV.5. Zahnabnutzung	64
V. Zur Kiefermechanik der Placodontier	66
V.1. Muskulatur	66
V.2. Allgemeine Mechanik	67
V.3. Zum Schädelbau der Placodontier	69

V.4. Mechanik verschiedener Placodontierschädel 69
V.4.1. Placodus 69
V.4.2. Placochelys 71
V.4.3. Henodus 73

VI. Phylogenie und Systematik 76
VI.1. Was ist ein Placodontier? 76
VI.2. Versuche einer systematischen Zuordnung 79
VI.3. Diskussion 82

VII. Zusammenfassung 85

VIII. Literaturverzeichnis 89



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547612_0047

I. Einleitung

Die Placodontier sind eine Gruppe aquatisch spezialisierter Reptilien. Ihr Lebensraum waren die Tethys und ihre Randmeere in der Trias vom oberen Buntsandstein bis zum Rät. Die einzige nicht marine Gattung war ein Henodus, Bewohner der Süßwasserseen des mittleren Keupers. Das bisher bekannte Vorkommen der Placodontier erstreckt sich von Europa bis Israel, der nördlichste Fundpunkt liegt in England.
Die Reptil-Natur der Ordnung Placodontia OWEN 1859 wurde erst 1858 von R. OWEN anhand von Schädelresten erkannt. Die ersten Kieferreste mit Zähnen aus dem Muschelkalk von Bayreuth wurden 1830 von Georg Graf zu MÜNSTER den Fischen zugeschrieben. In seinen "Poissons fossiles" nannte AGASSIZ 1833 die Gattung aufgrund ihrer eigentümlichen Zahnform Placodus und stellte sie vorläufig zu den Pycnodonten. Phylogenie und Systematik der Placodontia werden in Kapitel VI ausführlich behandelt.

I.1. Themenstellung und Arbeitsmethoden

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Erforschung der Autökologie der Placodontiergattungen Placodus und Henodus einschließlich ihrer Lokomotion, sowie kiefermechanische Untersuchungen und die Rekonstruktion der phylogenetischen Zusammenhänge.
Es gibt verschiedene Methoden, dieses Ziel zu erreichen:
Für den Paläontologen ist eine bestimmte Ausgangssituation vorgegeben durch die Fazies der Fossil-Fundschicht. Obgleich der Einbettungsort nicht immer mit dem Lebensraum des Tieres identisch ist, lassen sich von den Fundumständen her meist klare Aussagen über den Lebensraum machen. Auch für die Rekonstruktion der Ökologie spielt die Fazies eine wichtige Rolle: Ein Organismus kann niemals in sich allein betrachtet werden, sondern immer nur im Zusammenhang mit seiner Umwelt. So spielen viele Faktoren eine Rolle, z.B. Nahrungsangebot, Konkurrenten, Feinde etc. Eine weitere Möglichkeit ist der morphologische Vergleich des Fossils mit rezenten Organismen und deren Ökologie zur Auffindung von Konvergenzen, Analogien und Homologien. Der Vergleich von Strukturen ist eine der Methoden der Funktionsmorphologie. Sie analysiert und beschreibt die Relation zwischen Form und Funktion eines Organismus (REIF 1975), wobei beide - Form und Funktion - in einem wechselseitigen Verhältnis zueinander stehen (DULLEMEIJER 1974). Es wird davon ausgegangen, daß eine bestimmte Form für die Erfüllung einer bestimmten

Funktion erforderlich ist. Fehlen die vergleichbaren rezenten Gegenstücke, so bleibt als weitere Methode der Umweg über das Modell - die biomechanische Argumentation. Die natürlichen Grenzen werden dabei durch bautechnische Gesetzmäßigkeiten gezogen. Dies soll an einem Beispiel verdeutlicht werden: Die Funktion eines Bewegungsapparates beruht auf dem Zusammenwirken verschiedener organischer Strukturen wie z.B. Muskeln und Skelettelementen. Die Beschäftigung mit rezenten Organismen gibt direkten Aufschluß über Lage und Beschaffenheit eines Muskels oder Knochens. Dem Paläontologen hingegen verbleibt nur das - meist unvollständige - Skelett; organische Weichteile werden fossil nicht überliefert. Ein Knochen ist jedoch entsprechend seiner Muskelansätze strukturiert (z. B. Trochanter o.ä.). Auf diese Weise bleibt oft der "Fingerabdruck" eines Muskels am Skelett erhalten. Ähnliche Strukturen bei fossilem und rezentem Material lassen daher ähnliche Funktionen vermuten. Erschwerend wirkt sich dabei allerdings aus, daß der Erhaltungszustand - wie Verdrückung - eine Rolle spielt. So ist die Beschaffenheit, Ausbreitung bzw. Begrenzung dieser organischen Strukturen oft nicht rekonstruierbar. Speziell für die Muskulatur gilt, daß die Masse eines Muskels sowie die Art seiner Anheftung eine entscheidende Rolle in seiner Funktion spielen: Nicht die Länge eines Muskels ist ausschlaggebend für seine Kraft - Entfernungen zwischen Ansatzpunkten sind meßbar - sondern die Dicke bzw. der Querschnitt, und dieser ist meist nicht rekonstruierbar. Davon abgesehen können einzelne Muskeln gleichzeitig verschiedene Funktionen übernehmen. Aus diesen Betrachtungen wird verständlich, daß der Rekonstruktion von Muskeln natürliche Grenzen gesetzt sind. Mit Hilfe der vergleichenden Methode kann versucht werden, an fossilem Material der Muskulatur ihre ungefähre Lage und Funktion zuzumessen, wenn man voraussetzt, daß ihre Funktion und Lage phylogenetisch unverändert bleibt auf ebenso unverändert bleibenden fossil/rezent vergleichbaren Strukturen.

I.2. Arbeitsmaterial

Verzeichnis der Abkürzungen in alphabetischer Reihenfolge:

BM(NH) = Britisches Museum (Natural History) London
BSP = Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie München
CHK = Sammlung H. HAGDORN / Künzelsau
GPIT = Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum Tübingen
HLMD = Hessisches Landesmuseum Darmstadt
NMW = Naturhistorisches Museum Wien
PIUZ = Paläontologisches Institut der Universität Zürich
SMF = Senckenberg-Museum Frankfurt a.M.
SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart
STRUNZ = Sammlung STRUNZ/Bayreuth
SWK = Sammlung M. WILD/Kulmbach
ZIUJ = Zoologisches Institut der Universität Jerusalem (Israel)

Die vorliegende Arbeit stützt sich auf fossiles und rezentes Material folgender Sammlungen:

1. Placodus (Muschelkalk von Mitteleuropa und dem Nahen Osten)
   a) Unvollständiges Skelett (Original zu DREVERMANN 1933): SMF
   b) Vervollständigter Nachguß des Skelettes (in manchen Punkten fehlerhaft): GPIT, BM(NH)
   c) Extremitäten (Humeri und Femora): STRUNZ, CHK, SWK, SMNS
   d) Schädel (inkl. einzelner Kieferreste): STRUNZ & SMF (Placodus gigas AGASSIZ: Originale zu: BROILI 1912, AGASSIZ 1933 und H.v. MEYER 1863), SMNS, SMF
   e) Wirbel, Rippen, Zähne und Schultergürtel-Elemente (Coracoid): ZIUJ
   f) Scapula: SMNS
2. Paraplacodus broilii PEYER 1931 (Anis/Ladin, Südalpen)
   a) Zwei unvollständige Skelette (Originale zu PEYER 1931): PIUZ
   b) Schädel (Original zu PEYER 1931): PIUZ
   c) Schädel (Nachguß): BSP
3. Helveticosaurus zollingeri PEYER 1943 (Anis/Ladin, Südalpen)
   a) Zwei unvollständige Skelette (Original zu PEYER 1943): PIUZ

4. Cyamodus (Muschelkalk von Mitteleuropa; Anis/Ladin, Südalpen)
   a) Unvollständiges Skelett (Nachguß von C. hildegardis PEYER 1931): PIUZ
   b) Extremitäten (Humeri): CHK, SWK, SMNS, SMF
   c) Schädel: SMNS, PIUZ (Cyamodus hildegardis, Original zu PEYER 1831), STRUNZ (Cyamodus rostratus, Original zu H.v.MEYER 1863), BSP (Cyamodus münsteri, Original zu AGASSIZ 1833)
   d) Schädel (Nachguß): GPIT

5. Macroplacus raeticus SCHUBERT-KLEMPNAUER 1974 (Rät, Bayerische Alpen)
   a) Schädel (nur Oberschädel) (Original zu SCHUBERT-KLEMPNAUER 1974): BSP

6. Placochelys (Keuper, Ungarn und Alpen)
   a) Extremitäten (Humeri und Femora) (Placochelys placodonta, Original zu JAEKEL 1907): Geologische Landesanstalt Budapest (Ungarn)
   b) Schädel: PIUZ (Placochelys placodonta Original zu JAEKEL 1907, Taf. 3), BSP (Placochelys alpis sordidae, Original zu BROILI 1920 und Placochelys stoppanii, Holotypus OSSWALD 1930).
   c) Schädel (Nachguß): NMW, BM(NH), GPIT

7. Henodus chelyops HUENE 1936 (Keuper, Württemberg)
   a) Acht fast vollständige Skelette (Originale zu HUENE 1936, 1938, 1958): GPIT

8. Psephosaurus und unbestimmte gepanzerte Gattungen (Muschelkalk, Naher Osten)
   a) Panzer, Wirbel, Zähne: ZIUJ

9. Amblyrhynchus cristatus ("Meerechse") (rezent, Galapagos)
   a) Vollständiges Skelett: SMF (Nr. 56)
   b) 3 juvenile Exemplare in Formalin: MAX-PLANCK-INSTITUT für Verhaltensphysiologie Seewiesen

10. Conolophus subcristatus ("Drusenkopf") (rezent, Galapagos)
    a) Vollständiges Skelett: SMF (Nr. 61)

11. Chelydra serpentina (Linnē) (Schnappschildkröte) (rezent, Südamerika)
    a) Vollständiges Skelett: HLMD
    b) Schädel: GPIT

12. Film von I. EIBL-EIBESFELDT (IWF/E 0581): Amblyrhynchus cristatus (Iguanidae): Nahrungserwerb an Land und unter Wasser

Abkürzungen für die Abbildungen:

Cl	= Clavicula	Prä.-Z.	= Präzygapophyse
Df	= Dornfortsatz	Sc	= Scapula
DO	= Dermalossifikation	SC	= Sacralwirbel
Ect.-R.	= Ectepicondylar-Rinne	SCR	= Sacralrippe
Fsc	= Foramen supracoracoideum	SW	= Schwanzwirbel
Ic	= Interclavicula	Tf	= Transversalfortsatz
i.Tr.	= Interner Trochanter	WC	= Wirbelcentrum
Post-Z.	= Postzygapophyse		

Der Schwerpunkt der Untersuchungen liegt bei den folgenden beiden Placodontiern:

1) Henodus chelyops HUENE 1936 (Abb. 1 + 14) war ein Bewohner der festländischen Gewässer im mittleren Keuper von Württemberg. Insgesamt existieren 8 Skelette aus dem Gipskeuper von Tübingen-Lustnau. Ihre durchschnittliche Länge beträgt (mit Schwanz) etwa 1,10 m. Henodus besitzt einen schildkrötenähnlichen, relativ flachen Panzer, der breiter als lang und an den Seiten flügelartig verbreitert ist. Das Becken und der lange, gepanzerte Schwanz liegen frei, Vorder- und Hintergliedmaßen sind schwach. Der Hals ist relativ kurz und trägt einen flachen gedrungenen Schädel mit breiter zahnloser Schnauze. Im hinteren Teil des Ober- und Unterkiefers sitzt jeweils ein kleiner bohnenförmiger Quetschzahn auf Dentale und Palatinum; Maxillare, Praemaxillare und Dentale trugen Hornschneiden. Der Schädel ist hinten und vorn etwa gleichbreit, mit einem oberen Schläfenfenster, das etwa bei der Hälfte der Exemplare sekundär geschlossen ist. Nasen- und Augenöffnungen liegen auf der Schädeloberseite. Das Foramen parietale ist groß.

2) Placodus gigas AGASSIZ 1833 (Abb. 1+4) stammt aus dem oberen Muschelkalk von Deutschland. Es existiert ein nahezu vollständiges Skelett aus dem Hauptmuschelkalk von Steinsfurt im Kraichgau. Es besteht aus 334 Knochen und wurde 1933 von DREVERMANN beschrieben (Original im SMF). Gaumen- und Kieferzähne von Placodus impressus sind aus dem oberen Buntsandstein von Zweibrücken bekannt (AGASSIZ 1833-45, Taf. 70, Fig. 1-7).
Das Steinsfurter Exemplar ist ca. 2,50 m lang. Knochenfunde von Placodus aus Israel und dem Sinai weisen darauf hin, daß es noch etwas größere Exemplare gegeben hat.

Placodus war ein Bewohner des marinen Flachwassers. Er hat einen länglichen, im Querschnitt dreieckigen Körper. Der Schwanz ist lang und kräftig, die Gliedmaßen sind gut ausgebildet, im Verhältnis zur Körpergröße jedoch relativ schwach. Der gedrungene Hals trägt einen hohen länglichen Schädel mit abgesetzter kurzer Schnauze mit meißelförmigen Greifzähnen. Auf Maxillare, Palatinum und Dentale sitzen je eine Reihe plattenförmiger Quetschzähne. Auf der Schädeloberseite liegt jederseits eine Schläfenöffnung; die Augen liegen seitlich am Schädel, die Nasenöffnungen frontal. Das Foramen parietale ist groß.

Auf eine detailliertere Beschreibung der einzelnen Skelettelemente wird in der vorliegenden Arbeit verzichtet, da diese bereits von DREVERMANN (1933) an Placodus gigas sowie von F.v.HUENE (1936, 1938, 1958) an Henodus chelyops ausführlich vorgenommen wurde.

Im folgenden soll daher eine kurze zusammenfassende Beschreibung, durch eigene Beobachtungen ergänzt, gegeben werden.

Soweit F.v.HUENE in seinen Arbeiten den einzelnen Exemplaren von Henodus eine Nummer gegeben hat, wird diese hier übernommen.

II. Placodus gigas AGASSIZ 1833

II.1. Osteologische Beschreibung

II.1.1. Vorderextremität

Die Vorderextremität ist schwächer als die Hinterextremität. Am Originalskelett in Frankfurt ist nur ein Distalende des rechten Humerus und ein unvollständiges Proximalende des linken Humerus erhalten. Durch Verdrückung sind beide Enden stark abgeflacht. Das Distalende zeigt eine Ectepicondylarrinne; der Humerusschaft war vermutlich leicht gebogen. F.v.HUENE (1933) beschreibt aus der STRUNZ'schen Sammlung in Bayreuth (jetzt Frankfurt Nr. R 675) einen rechten Humerus aus dem Nodosuskalk, dessen Proximalende mit dem des Placodus-Skelettes aus Steinsfurt übereinstimmen soll.
Es handelt sich hier meiner Ansicht nach jedoch um einen Nothosaurier-Humerus. Nähere Ausführungen zur Unterscheidung von Placodontier-Humeri folgen in Kapitel 2.1.4.
Der Unterarm von Placodus hat etwa 2/3 der geschätzten Humeruslänge. Ulna und Radius sind am Steinsfurter Exemplar stark verdrückt, waren aber sicher schwächer und abgeflachter als Tibia und Fibula. Von der fünfstrahligen Hand (Abb. 4c) ist ein linker Procarpalknochen erhalten, der schwächer ist als die entsprechenden Protarsalia. Weiterhin sind von der linken Vorderextremität drei Metacarpalia in situ überliefert, sie ähneln den Metatarsalia. Die Fingerknochen sind sehr kurz und ventral leicht abgeflacht. Das Endglied des 2. Fingers ist erhalten: es ist breit und distal gerundet; daher wird es vermutlich keine Kralle getragen haben. Placodus scheint die normale reptilische Fingerformel zu haben: 2,3,4,5,3, (4). Die Hand ist zwar verhältnismäßig kurz und sicher nicht stark belastbar, doch entspricht die Vorderextremität insgesamt immer noch der eines terrestrischen Reptils. In DREVERMANN's Arbeit über das Skelett von Placodus (1933) fand ich einen Widerspruch: Im Tafelanhang (Taf. 16, Abb. 79) bildet DREVERMANN die linke Vorderextremität von Placodus zeichnerisch ab, so wie sie im Zusammenhang in situ erhalten ist. Im Text (S. 356, Abb. 9) zeichnet der Autor dieselbe Extremität noch einmal schematisch, wobei er unter die Endphalanx des 2. Fingers der linken Hand irrtümlicherweise eine isolierte Endphalanx hinzufügt. Dadurch entsteht fälschlicherweise der Eindruck, Placodus habe - von der reptilischen Fingerformel abweichend - eine Phalanx mehr besessen. Bei der Aufstellung des Originalskelettes in Frankfurt wurde diese irrtümliche Darstellung übernommen.

II.1.2. Hinterextremität

Das Femur ist langgestreckt und schlank, seine Ventralfläche ist leicht konkav (Abb. 2c). Der Schaft ist in der Mitte dorso-ventral leicht abgeflacht, die Kanten sind gerundet. Das Caput ist halbkugelig. In der Position des Trochanter major (= 4. Trochanter der Krokodile) befindet sich ein Kamm zum Ansatz der Adduktoren-Muskelgruppe - dazu zählt u.a. der M. adductor femoris, der am Becken entspringt. An der hinteren Fläche des Adduktoren-Kammes setzt der M. ilio-femoralis an, der als Rückzieher und Strecker des Oberschenkels fungiert und am Vorwärtsschieben des Körpers beteiligt ist.

Unterhalb und seitlich des Caput sitzt ein ausgeprägter Fortsatz, der interne Trochanter. Er ist von der Lage her dem internen Trochanter der Squamaten ähnlich und bietet Ansatzfläche für einen Teil des M. Pubo-ischio-femoralis externus sowie für den M. pubo-ischio-femoralis internus, Muskeln, die am Becken entspringen. Diese Muskeln sind zuständig für die Einwärts-Rückwärts- und Vorwärts-Aufwärts-Bewegung des Oberschenkels. Hauptsächlich aber bietet der interne Trochanter Ansatz für die Sehne des M. caudi-femoralis, der bei den Reptilien eine wichtige Rolle als Oberschenkel-Rückzieher und Schwanz-Lokomotor spielt. Neben dem internen Trochanter befindet sich die Fossa trochanterica, die den M. ischio-trochantericus und einen Teil des M. pubo-ischio-femoralis externus aufnimmt, beide Rückwärtszieher des Femurs. Auf der Ventralseite des distalen Femur-Endes befindet sich eine längliche Vertiefung, die beiderseits durch eine ausgeprägte Kante begrenzt wird. An diesen sowie auch in der genannten Fossa setzen kräftige Adduktoren-Muskeln an.

Die Tibia ist wesentlich kräftiger als die Fibula; die Gelenkenden sind gut verknöchert. Trotz der starken Verdrückung der Vorderextremitäten wird deutlich, daß die Unterarmknochen stärker abgeflacht sind als die Unterschenkelknochen. Der Unterschenkel hat etwa 2/3 der Länge des Oberschenkels.

Am Fuß sind zwei proximale Tarsalia erhalten, das Fibulare und - nach DREVERMANN (1933) - ein verschmolzenes Tibiale + Intermedium. Da weder Mesotarsal- noch Mesocarpalknochen gefunden wurden, nimmt DREVERMANN an, daß eine knöcherne Mesotarsal- sowie -carpalreihe fehlt. Die drei erhaltenen linken Metatarsalia sind kräftig, an beiden Enden verdickt und in der Mitte verjüngt. Die Phalangenglieder sind fast quadratisch verbreitert und kräftig, in der Mitte eingeschnürt. Ventral sind sie wie die Fingerknochen leicht abgeflacht. Das Endglied des 3. Zehs ist erhalten: es ist distal gerundet, der Fuß war also vermutlich wie die Hand krallenlos.

II.1.3. Becken

Die ventralen Beckenelemente Pubis und Ischium sind kurz, plattenförmig verbreitert und liegen jeweils hintereinander in der Horizontalebene (Abb. 3b). Das Ilium steht vertikal über dem von Pubis und Ischium gebildeten Acetabulum. Das Pubis hat eine Incisura obturatoria an der Außenkante zum Ilium hin. Die vier ventralen Beckenknochen bilden - bis auf eine kleine zentrale Öffnung - eine fast geschlossene Einheit. Das Ilium ist klein und distal leicht nach hinten ausgezogen. Die Reduzierung dieses wichtigen tragenden Beckenknochens weist auf eine bevorzugt aquatische Lebensweise hin.

Rauhigkeiten an den Rändern der Beckenplatten zeigen, daß an diesen ursprünglich Knorpel ansetzte, auch die Symphyse ist unverknöchert. Das Thyroid-Fenster ist nur gering entwickelt, es beschränkt sich auf eine kleine ovale Öffnung etwa in der Mitte zwischen Ischium und Pubis. Die Gelenkgrube ist rauh, war also ursprünglich knorpelig ausgekleidet.

II.1.4. Schultergürtel

Placodus besitzt einen massiven dermalen Schultergürtel (Abb. 3a). Die Interclavicula bildet einen kräftigen vorderen Bogen mit den sie umfassenden Claviculae, die seitlich im stumpfen Winkel nach caudal umbiegen. Die Scapula ist ein breiter, nach caudal leicht sichelförmig geschwungener plattiger Knochen mit aufgerauhter dorsaler Innenfläche; an dieser wird zu Lebzeiten eine knorpelige Suprascapula angesetzt haben. Die Scapula schmiegt sich eng an den seitlichen Flügel der Clavicula und trägt so zur Verstärkung des Schultergürtels bei. Das Coracoid ist ein ovaler plattiger Knochen mit einer vorderen Inscisura coracoidei. Zwischen Coracoid und Scapula besteht eine kleine Lücke, die nach DREVERMANN (1933) vermutlich knorpelig ausgefüllt war. E. von HUENE (1949) vermutete an dieser Stelle ein knorpeliges "Procoracoid". Der Begriff "Procoracoid" ist in diesem Fall insofern mißverständlich, da dieser für das Ossifikationszentrum des "modernen" Coracoids gebräuchlich ist. Naheliegend wäre hingegen, hier eine Lücke für den Durchtritt eines Adduktor-Muskels zu vermuten, der von der ventralen Vertiefung der Clavicula zum Humerus läuft. Zwischen den beiden Coracoiden besteht eine Lücke, sie stoßen nicht wie bei den Sauropterygiern aneinander.

II.1.5. Wirbelsäule und Rippen

Sämtliche Wirbel von Placodus sind tief amphicoel, aber nicht notochordal. Centra und Neuralbögen sind immer miteinander verwachsen. Placodus hat 8 Halswirbel, 20 Rumpfwirbel, 3 Sacralwirbel und etwa 40-50 Schwanzwirbel.

II.1.5.1. Halswirbel

Bei allen Halswirbeln (Abb. 4b) ist der Wirbelkörper im Verhältnis zum Neuralbogen ungewöhnlich klein. Der Neuralkanal wird nach hinten schmaler und höher. Die Neuralbögen sind hoch, die schmalen und oben scharf auslaufenden Dornfortsätze gewinnen nach caudal laufend an Höhe. Die Zygapophysen divergieren in der Dorsalansicht stark nach außen. Die Praezygapophysen sind kurz, die Facetten sind flach und liegen annähernd horizontal aufeinander. Durch diese Artikulation wird vor allem eine gute seitliche Beweglichkeit des Halses erzielt. Alle Halswirbel tragen zweiköpfige kurze Halsrippen. Vom 3.-5. Wirbel sind sie mit Parapophyse und Diapophyse verschmolzen. Die Abstände der Centra voneinander sind gering.

II.1.5.2. Präsacrale Rumpfwirbel

Die präsacralen Rumpfwirbel zeichnen sich durch eine Hyposophen-Hypantrum-Gelenkung aus: Am Hinterrand des Neuralbogens entspringt ein Gelenkzapfen, das Hyposphen, der sich in eine Gelenkhöhlung - das Hypantrum - am Vorderrand des darauffolgenden Neuralbogens einfügt. In diesem Punkt unterscheiden sich die Wirbel der Placodontier deutlich von denen der Nothosaurier, die eine Zygosphen-Zygantrum-Gelenkung haben, bei der der Zapfen - das Zygosphen - am vorderen Ende des Wirbelkörpers sitzt.
Die Centra der Rumpfwirbel von Placodus sind etwas länger als die der Halswirbel. Die Dornfortsätze nehmen nach caudal hin rasch an Höhe zu und erreichen ihre maximale Höhe im letzten Rumpfdrittel. Im vorderen Rumpfdrittel sind die Dornfortsätze leicht in caudaler Richtung geneigt, ansonsten stehen sie senkrecht zur Körperlängsachse. Die Neuralbögen tragen einköpfige Rippen, die frei an den kräftigen und weit herausragenden Diapophysen gelenken. Diese Transversalfortsätze erreichen ihre max. Länge etwa in der Mitte des Rumpfes, um sich dann zum Sacralbereich hin wieder zu verkürzen.
Etwa vom 12. Rumpfwirbel an sind die Rippen eigentümlich gebogen: Sie laufen vom Ansatzpunkt aus ein kurzes Stück horizontal, biegen dann zunächst nach oben aus und erst dann in flachem, in der hinteren Körperregion

immer enger werdenden Bogen nach unten. Etwa vom 6. Rückenwirbel an in der Mitte zwischen der Umbiegung und dem Rippenende befindet sich am Hinterrand der Rippen jeweils eine längere Hohlkehle. DREVERMANN (1933) vermutet hier "... eine stärkere knorpelige Verbindung, die eine weitere Verfestigung des Rumpfskelettes anbahnt." Die in der Horizontalen stark nach außen divergierenden Zygapophysen sind kräftig und ragen steil aufwärts. Ihre Facetten sind leicht schlüsselförmig gewölbt bzw. ausgehöhlt, wodurch sie stabil ineinander gelenken. Durch diese Art der Wirbelartikulation wird zusammen mit der Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung die seitliche Beweglichkeit des Rumpfes eingeschränkt.

II.1.5.3. Sacralwirbel

Die drei Sacralwirbel (Abb. 4d) sind etwas kürzer als die vorhergehenden Rumpfwirbel. Die Dornfortsätze bleiben hoch, erscheinen aber insgesamt etwas zierlicher. Der letzte Rumpfwirbel ist mit dem 1. Sacralwirbel noch durch starke, schräggestellte Zygapophysen und ein kräftiges Hyposphen verbunden. Zwischen dem 1. und 2. Sacralwirbel ist das Hyposphen bereits zu einem rundlichen Zapfen reduziert, es besteht keine Gelenkung mehr zwischen diesem und der Vorderfläche des 2. Sacralwirbels. Die verkürzten Zygapophysen erstrecken sich jetzt mit abgeflachten Facetten annähernd in der Horizontalen, so daß zwischen dem 1. und 2. Sacralwirbel eine erhöhte seitliche Beweglichkeit besteht. Die maximale Beweglichkeit ist dann zwischen dem 2. und 3. Sacralwirbel erreicht: Die nun sehr kurzen Zygapophysen stehen horizontal und artikulieren mit flachen Facetten. Diese Art von Gelenkung besteht weiter bis zum 1. Schwanzwirbel; jede Andeutung eines Hyposphens ist verschwunden. Ab dem 1. Sacralwirbel einschließlich sitzen die Rippen auf dem Centrum, nicht mehr - wie im Rumpf - auf dem Neuralbogen.
Die Sacralrippen sind konvergierende,distal keulenförmig verdickte Knochen, die den Kontakt mit dem Ilium zwar noch nicht verloren haben, doch verbreitern sie sich gegen das Becken hin nicht so stark wie bei Henodus. Durch die Reduzierung der Kontaktfläche am Ilium lockert sich die Verbindung zwischen Sacralwirbeln und Becken.

II.1.5.4. Schwanzwirbel

Die Centra der vorderen Schwanzwirbel sind deutlich kürzer als die der Rumpfwirbel. Vom 1. Schwanzwirbel an stehen die enggestellten, jetzt längeren Zygapophysen wieder schräg und artikulieren mit flachen Facetten, wodurch zwar die laterale Beweglichkeit wieder geringfügig eingeschränkt, aber eine seitliche Torsion der Wirbel verhindert wird. Die Dornfortsätze nehmen nach hinten hin allmählich an Dicke und Höhe ab, stehen aber anfangs noch senkrecht zur Körperlängsachse. Erhalten sind vom vorderen Schwanzdrittel 8 Wirbel, doch nur von den ersten vier sind die Dornfortsätze überliefert.

Der Dornfortsatz des 4. Schwanzwirbels ist leicht nach hinten geneigt; da die darauffolgenden aber nicht erhalten sind, kann nur vermutet werden, daß sich die Neigung bei diesen fortsetzt. Vom 3. Schwanzwirbel an finden sich verhältnismäßig kurze Hämapophysen, die jeweils am hintersten Ende der Centra sitzen und nicht mit diesen verwachsen sind. Es sind nur 7 Hämapophysen fossil überliefert, doch da die siebte noch relativ lang ist, dürften noch weitere Schwanzwirbel welche getragen haben. Die wenigen erhaltenen Wirbel des zweiten Schwanzdrittels tragen Dornfortsätze, die schon stark reduziert sind. Die Centra werden in diesem Schwanzabschnitt länger und schmaler und sind medial leicht eingeschnürt.

Im letzten Schwanzdrittel sind Hämalbögen und obere Bögen verschwunden; auf der rinnenartig eingesenkten Oberfläche des Wirbelcentrums erhebt sich jedoch beiderseits eine zarte Längswand, die sich über die gesamte Länge des Centrums erstreckt und in der Mitte am höchsten ist: Vermutlich Relikte des Neuralbogens, der entweder postmortal abgebrochen ist oder aber bindegewebig mit dem Wirbelcentrum verbunden war. Der Neuralbogen wird in diesem Schwanzabschnitt vermutlich bereits auf ein Minimum reduziert gewesen sein; die allerletzten Schwanzwirbel, die leider nicht überliefert sind, werden keine oberen Bögen mehr getragen haben.

Die erste Schwanzrippen weist noch leicht gegen die Sacralrippen hin, die folgenden stehen mit ihrem Ansatz rechtwinklig zum Wirbelcentrum. Sie nehmen nach hinten hin laufend an Stärke und Höhe ab und dürften höchstens bis zum 16. Schwanzwirbel gereicht haben. Aufgrund der Größenabnahme schätze ich die ursprüngliche Anzahl der Schwanzwirbel auf 45-50.

II.1.6. Dermalskelett

Über der Wirbelsäule von Placodus liegen kleine Dermalossifikationen; im Halsbereich auf den Dornfortsätzen (Abb. 4b), im Rumpf fügen sie sich jeweils zwischen zwei Dornfortsätze ein. Sie sind bis zu den vordersten Schwanzwirbeln zu verfolgen. Sie haben die Form von Apfelschnitzen, wobei die zugespitzte Seite dorsal liegt. In der Vorderansicht bilden sie in ihrer Gesamtheit gesehen einen Kiel über der Wirbelsäule. Es sind sekundäre Dermalossifikationen, die keine Vorstufe eines Panzers repräsentieren, sondern die Basis für einen Schuppenkamm gebildet haben könnten.
Placodus besitzt zudem einen Bauchpanzer, der im Gegensatz zum sekundär erworbenen Panzer ein von Fischvorfahren ererbtes Dermalskelett-Element ist. Dieser Bauchpanzer besteht aus fünfteiligen Gastralrippen. Die Einzelsegmente setzen sich aus einem in der Mitte leicht geknickten, unpaaren Mittelstück, zwei seitlichen Verbindungsstücken und zwei außen liegenden Winkelstücken zusammen. Der Bauchpanzer ist im Aufbau ähnlich dem der Plesiosaurier; bei diesen ist er jedoch median nach unten gewölbt, bei Placodus hingegen flach.

II.2. FORM UND FUNKTION (Funktionelle Betrachtung der einzelnen Elemente)

II.2.1. Biomechanische Analyse

II.2.1.1. Rumpf

Der Körper von Placodus war stromlinienförmig und bot daher dem Wasser wenig Widerstand. Der schmale, hohe und längliche Kopf mit der stumpfen Schnauze sitzt an einem verhältnismäßig kurzen Hals. Dieser besitzt eine gute seitliche Beweglichkeit, die auch durch die kurzen Halsrippen nicht beeinträchtigt wird.
Der Rumpf ist langgestreckt; sein Durchmesser nimmt von cranial nach caudal ab. Bauchseite und Flanken sind abgeflacht, so daß der Körperquerschnitt dreieckig ist. Die Schwanzlänge beträgt das 1 1/2-fache der Körperlänge.
Die Hautverknöcherungen auf der Wirbelsäule bilden einen Kiel. Im Rumpf wird durch die Hyposphen-Hypantrum-Gelenkungen eine sichere Verzapfung der Wirbel bei gleichzeitiger Fähigkeit zu seitlichen Biegungsbewegungen erreicht. Allerdings wird diese Beweglichkeit durch die kurzen, in der Horizontalen stark divergierenden Zygapophysen, die in den ersten beiden Rumpfdritteln mit schrägen Facetten artikulieren, eingeschränkt. Erst im Sacralbereich bekommt die Wirbelsäule eine erhöhte Beweglichkeit. Daß die eigentliche Be-

wegungseinschränkung des Rumpfes durch die Stellung der Zygapophysen und ihrer Facetten bewirkt wird, die Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung dabei aber nur unterstützende Funktion hat, zeigt die Meerechse Amblyrhynchus (Abb. 4a): Sie hat eine vergleichbare Zygosphen-Zygantrum-Gelenkung der Rumpfwirbel und ist aufgrund der Stellung der Zygapophysen und ihrer Facetten zu Rumpfbiegungen befähigt. Die Art der Rippenanheftung im Rumpf von Placodus - nämlich die freie Artikulation an den weit herausspringenden Transversalfortsätzen - gewährleistet eine sehr nachgiebige Verbindung. Die so erzielte große Ausdehnungsfähigkeit der Brusthöhle ermöglicht ein beträchtliches Lungenvolumen, so daß für den Aufenthalt unter Wasser ein ausreichendes Atemreservoir existiert. Amblyrhynchus taucht nur mit gefüllten Lungen. Dem dadurch verstärkten Auftrieb wird beim Abtauchen mit kräftigen Schwimmbewegungen entgegengewirkt. In tieferem Wasser wird der Auftrieb als Resultat einer Kompression der Luft in den Lungen neutralisiert, so daß die Echse frei im Wasser "hängen" kann (BARTHOLOMEW et al. 1976).
Die seitlichen, fast rechtwinklig abknickenden Längskanten des Gastralrippenkorbes von Placodus bilden eine zusätzliche Verstärkung des Rumpfes. Wenn DREVERMANN (1933) mit seiner Annahme recht hat, daß auch zwischen den Rumpfrippen untereinander eine zusätzliche knorpelige Verbindung bestand (siehe Kap. II.1.5.2.), so war Placodus im präsacralen Rumpfbereich nicht viel beweglicher, als wenn er einen Panzer getragen hätte.
Im Sacralbereich liegt allerdings eine hohe Beweglichkeit (vgl. Abb. 4d); hier gewährleisten die Auflösung der Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung sowie annähernd horizontalen und flachen Facetten an kurzen Zygapophysen eine gute laterale Flexibilität der Wirbelsäule. Diese Beweglichkeit setzt sich in den Schwanz hinein fort: Die Zygapophysen werden länger, stehen dichter aneinander und tragen schräg artikulierende, flache Facetten, so daß eine gute seitliche Beweglichkeit bei gleichzeitigem Ausschluß einer Torsion der Wirbel besteht - soweit aus den wenigen überlieferten Schwanzwirbeln ersichtlich.

II.2.1.2. Becken

Im Becken von Placodus sind Pubis- und Ischium-Platten gut entwickelt, das Ilium jedoch ist in Reduktion begriffen (Abb. 3b). Die Ventralmuskeln, die von der Unterseite des Femur zur Außenseite des Pubis und Ischium, sowie diejenigen Muskeln, die vom Femur rückwärtig den Schwanz entlang und vorwärts zu den Flanken ziehen, waren gut entwickelt. Dagegen sind die

Adduktoren und Abduktoren, die von der Femur-Oberfläche zum Ilium ziehen, schwach ausgebildet, da sich ihre Ansatz- bzw. Ursprungsfläche verkleinert hat. Die letztgenannten Unterschenkel-Muskeln (M. ilio-femoralis und M. ilio-fibularis) dienen u.a. als Antagonisten beim Anheben der jeweils gegenüberliegenden Hinterextremität. Sie gewährleisten so das Gleichgewicht bei der Fortbewegung auf dem Lande. Bei aquatischen Reptilien werden diese Muskeln zurückgebildet, da nun das Wasser den Körper trägt. Wenn der Ansatzbereich für diese wichtigen Glutealmuskeln auf dem Ilium zu klein wird, kann auch der Körper nicht mehr hoch vom Boden gehoben werden (GREGORY & CAMP 1918). Für den Spreizgang jedoch sind nur die Adduktoren von der Ventralseite des Pubis und Ischium ausschlaggebend.

II.2.1.3. Schultergürtel

Der kräftige Schultergürtel von Placodus ist nicht starr, sondern besteht aus mehreren sich teilweise überdeckenden Knochen. Dadurch erhält der Gürtel trotz seiner Verfestigung eine gewisse Elastizität (Abb. 3a). Nach der Größe ihrer Ursprungsfläche zu urteilen, war die Adduktoren- und Abduktoren-Muskulatur des Schultergürtels gut ausgebildet: vor allem die Pectoralis-Muskulatur (entspringt am Coracoid, an Interclavicula und Clavicula), Deltoid-Gruppe (entspringt u.a. an der Clavicula) und M. coracobrachialis (entspringt am Coracoid). Die genannten Muskeln dienen hauptsächlich dazu, den Arm vorwärts-abwärts sowie rückwärts zu bewegen und gleichzeitig die Scapula zu fixieren. Aufgrund der kräftigen Ausbildung dieser Muskeln bei Placodus vermutete E.v. HUENE (1949), daß die Vorderextremität eine Ruderbewegung ausgeführt hat. Der massive Schultergürtel soll dabei als Basis gedient haben. Warum ich eine Beteiligung der Vorderextremität am Schwimmantrieb von Placodus ausschließe, soll im folgenden näher erläutert werden:
Am Beispiel der aquatisch spezialisierten Sauropterygier sei aufgezeigt, wie sich der Schultergürtel im Zusammenhang mit der Schwimmbewegung der Vorderextremitäten verändert:
Bei den Plesiosauriern z.B. verbreitern sich die ventralen Skelettelemente des Schultergürtels und schließen sich zu einer Knochenplatte zusammen. Die Coracoide, die median zusammentreffen, erfahren eine caudale Verlängerung. Diese starke Ausdehnung der Ventralplatten des Schultergürtels steht im Zusammenhang mit der kräftigen Entwicklung der Adduktoren-Muskeln, die zur Schwimmextremität ziehen. Ventral bilden die Schultergürtel-Elemente

einen Kiel, der für eine aquatische Lokomotion sehr nützlich gewesen sein könnte. SANZ (1980) glaubt an das Vorhandensein eines solchen Kiels auch bei Nothosauriern.
Der Schultergürtel der Nothosaurier steht im Bau zwar dem von Placodus noch näher, zeigt aber ebenfalls die Abwandlungen - Verlängerung und mediale Vereinigung der Coracoide - in Anpassung an die Schwimmbewegung der Vorderextremität. SANZ (1980) glaubt an eine paraxiale Lokomotion ("subaquatisches Fliegen") wie bei Plesiosauriern.
Der Schultergürtel von Placodus zeigt keine entsprechenden Veränderungen; die Coracoide sind oval; zwischen ihnen verbleibt eine größere mediale Lücke, die zu Lebezeiten vermutlich knorpelig ausgefüllt war (Abb. 3a).

Nun erhebt sich die Frage, warum ein Tier, das vorwiegend aquatisch lebt und doch keine Schwimmextremitäten besitzt, einen relativ kräftig gestalteten Schultergürtel besitzt. Von der Ökologie des Tieres her gesehen bieten sich zwei Erklärungsmöglichkeiten an:
1) Beobachtungen an der Meerechse Amblyrhynchus in dem von I. EIBL-EIBESFELDT gedrehten Film (IWF E/ 0581) zeigen, daß sich das Tier beim Abweiden der Algen unter Wasser mit seinen langen bekrallten Fingern am Felsgrund anklammert. Will man nun ein ähnliches Verhalten auf Placodus übertragen, so muß man feststellen, daß er nicht fähig war, sich am Meeresgrund anzuklammern: Er hat verhältnismäßig kurze und zierliche Finger, die zudem wahrscheinlich unbekrallt waren. Zudem fand Placodus seine Nahrung im Muschelkalkmeer hauptsächlich auf flachem Meeresboden, da Riffe recht selten waren. Es ist aber denkbar, daß sich Placodus während des Freßvorganges mit den Vorderbeinen am Untergrund abstützte: Das Abreißen der festsitzenden Schalentiere geht einher mit einer ruckartigen Bewegung des Kopfes. Diese Bewegung kompensierte das Tier durch gleichzeitiges Abstemmen mit den Vorderextremitäten, wobei der Schultergürtel als Widerlager diente.

2) Placodus mußte - sofern er nicht lebendgebärend war - zur Eiablage an Land. Die Gestaltung der Extremitäten zeigt, daß er zu terrestrischer Fortbewegung noch durchaus befähigt war, auch wenn das Gehen wohl mehr ein Vorwärtsschieben war. Zum Anlegen einer Eigrube mußten die Extremitäten auch Grabungsaktivitäten übernehmen. Diese Funktion setzt einen lockeren Untergrund voraus (WEISS 1954: Im oberfränkisch-oberpfälzischen Gebiet z.B. ist der Muschelkalk am Beckenrand teilweise sandig ausgebildet). Möglicherweise wurde auch die Schnauze zur Auflockerung des Bodens eingesetzt. Eine Grabungsaktivität der Extremitäten erfordert einen entsprechend widerstandsfähigen Schultergürtel.

II.2.1.4. Extremitäten

II.2.1.4.1. Hinterextremität

Das Femur von Placodus (Abb. 2c) ist nicht gedrungen, abgeflacht und verbreitert wie das der flossentragenden Plesiosaurier, sondern länglich und schlank. Es wirkt zwar relativ gestreckt, ist jedoch auf der Ventralseite leicht konkav gebogen. Proximal sitzt ein kräftiger interner Trochanter für die muskulöse Verbindung zwischen Schwanzwirbelsäule und Oberschenkelknochen. Die Stellung der Hinterextremität bei der Ruhe auf dem Lande wird dieselbe wie bei den rezenten Lacertiliern gewesen sein: Das Femur steht leicht abgewinkelt vom Körper, das Knie zeigt cranialwärts. Tibia und Fibula stehen immer parallel zueinander, der Fuß ist leicht nach außen gedreht. Die Gelenkflächen des Femur für die Unterschenkelknochen sind gut ausgeprägt, so daß eine ungehinderte Beweglichkeit des Kniegelenkes gegeben war.
Da das Ilium von Placodus verhältnismäßig schwach ist, konnte der Körper nicht hoch vom Boden gehoben werden (siehe auch Kap. II.2.1.2.). Bei der Fortbewegung auf dem Lande wird es sich sicher mehr um ein Vorwärtsschieben des Körpers gehandelt haben. Zudem deuten auch die schwachen Metacarpalia und Metatarsalia darauf hin, daß Placodus kein schneller und ausdauernder Landgänger war.
Das Femur von Placodus erinnert an das eines Iguaniden (Abb. 4e). Bei einem Vergleich mit den Femora der Iguaniden Amblyrhynchus (semiaquatisch) und Conolophus (terrestrisch) (s. Kap. II.2.2.1. und Tab. 1) fällt jedoch auf, daß das Femur von Placodus im Verhältnis zu seiner Körpergröße recht kurz und gedrungen erscheint. Das lange und sigmoidal gebogene Femur von Amblyrhynchus spiegelt die immer noch vorwiegend terrestrische Lebensweise dieses Reptils wider: Die Femora von Amblyrhynchus und Conolophus zeigen keine osteologischen Unterschiede bis auf die unterschiedlichen Längenverhältnisse zwischen Unter- und Oberschenkelknochen. Der Unterschenkel von Placodus ist im Verhältnis zur Oberschenkellänge nur unwesentlich verkürzt: Er hat 2/3 der Länge des Femur; dieses Verhältnis entspricht dem bei der Hinterextremität von Amblyrhynchus.
Der Fuß von Placodus ist ebensowenig wie die Hand aquatisch spezialisiert; vermutlich aber werden beide Extremitäten Schwimmhäute besessen haben - wie auch bei Amblyrhynchus - in Anpassung an den Aufenthalt im Wasser. Insgesamt gesehen ist die Hinterextremität von Placodus immer noch die eines terrestrischen Reptils.

II.2.1.4.2. Diskussion zum Humerus

Der Humerus von Placodus ist bisher nur aus je einem distalen und proximalen Bruchstück des Steinsfurter Exemplars rekonstruierbar, da bisher noch kein weiterer Humerus bekannt ist, der in situ mit weiteren Placodus-Resten überliefert wurde.

Am Steinsfurter Skelett läßt sich rekonstruieren, daß der Humerus leicht gebogen war, das Distalende etwas abgeflacht, gering verbreitert und mit einer Ectepicondylarrinne versehen. Im Senckenberg-Museum sowie in der Sammlung des Museums für Naturkunde Stuttgart liegen Humeri, die höchstwahrscheinlich nur Cyamodus oder Placodus zuzuordnen sind. Sie sind eindeutig nicht den anderen uns bekannten marinen Reptilien des oberen Muschelkalkes zugehörig. Hilfreich bei der Bestimmung ist die Erfahrung, daß in den höchsten Schichten des germanischen Muschelkalkes (mo_3, Discoceratiten-Zone) Placodus gewöhnlich nicht mehr vorkommt (abgesehen von seltenen Zahnfunden); Funde der gepanzerten Placodontier-Gattung Cyamodus sind in diesen Schichten hingegen relativ häufig (freundl. mündl. Mittlg. von R. WILD/Ludwigsburg). Die Cyamodus zugeordneten Humeri (bisher noch nicht in Zusammenhang mit weiteren Skelettresten gefunden, sind sehr charakteristisch (Abb. 2d): Sie fallen vornehmlich durch ihre Länge und kräftige Gestaltung auf; der von mir an 5 Exemplaren gemessene durchschnittliche Längenwert liegt bei 22 cm. Der Schaft ist dorso-ventral abgeflacht, die ulnare Längskante ist stark konkav, die radiale bis zur Mitte des Schaftes fast gerade, biegt dann distal aber leicht um, der ulnaren Biegung folgend. Das Distalende ist stark abgeflacht und außerordentlich verbreitert, außerdem mit einer Ectepicondylarrinne versehen. Diese Rinne ist bei allen Placodontiern (außer Paraplacodus) vorhanden. Das Proximalende des Cyamodus-Humerus ist verdickt. Das Caput ist in der Aufsicht dreieckig und eben, die abgeflachte Basis des Dreiecks ist nach caudal gerichtet. Das Proximalende wird ursprünglich eine Knorpelkappe getragen haben. An den das "Dreieck" begrenzenden Längskanten konnten kräftige Muskeln für Supinations- und Pronationsbewegungen ansetzen. Der dorsale Teil einer dieser Längskanten (am proximalen Ende auf der Ventralseite) ist zu einem ausgeprägten Kamm (Crista) für Muskelansatz ausgebildet.

Es ist gut vorstellbar, daß mit dieser Extremität eine Schwimmbewegung ausgeführt wurde. Leider wissen wir noch nicht mehr über die anderen Extremitätenteile.

In Ludwigsburg liegt ein kleinerer Humerus (SMNS Nr. 18392) aus dem obersten mo (Discoceratitenschichten) der Umgebung von Crailsheim, der Ähnlichkeit mit dem Cyamodus-Humerus zeigt. Sein Pendant findet er in einem - leider unvollständig erhaltenen - Humerus aus der Slg. M. WILD/ Kulmbach (Nr. 692) aus der spinosus-Zone von Hegnabrunn bei Kulmbach. Beide Humeri (11,5 und 12,5 cm lang) sind wesentlich kleiner als die Cyamodus-Humeri und distal nicht so stark verbreitert. Außerdem sind die Kanten etwas weniger stark ausgeprägt. Es lag der Gedanke nahe, diese zwei Humeri Placodus zuzuordnen, doch aufgrund der schlechten und unvollständigen Erhaltung sowie der stratigraphisch zu hohen Fundschicht des Humerus Nr. 18392 (SMNS) möchte ich von dieser Zuordnung absehen.
Die mir bekannten Placodus-Femora haben eine durchschnittliche Länge von 16 cm. Da der Humerus von Placodus wahrscheinlich geringfügig kürzer war als das Femur, kann man aufgrund der Unterarmlänge und mittels Vergleich der Femora-Maße davon ausgehen, daß der Humerus eine durchschnittliche Länge von 15 cm gehabt hat.
Im Senckenberg-Museum liegt ein Humerus (Nr. R54) aus den untersten Schichten des oberen Muschelkalks von Bayreuth und ist daher älter als die Cyamodus-Humeri aus der Crailsheimer Gegend (mo/Discoceratitenschichten). Dieser Humerus kommt von allen bisher den Placodontiern zugeordneten Humeri meiner Ansicht nach am ehesten für Placodus in Frage. Von dem Placodus nahestehenden Paraplacodus aus der alpinen Trias (Tessin) ist vom Typusexemplar ein rechter Humerus erhalten, von Ex. B ein linker Humerus (PEYER 1955); beide liegen in Dorsalansicht vor, sind jedoch stark verdrückt. Beide zeigen eine auffällige Ähnlichkeit mit dem Humerus R 54. Der einzig sichtbare Unterschied ist die stärkere Krümmung des Schaftes bei Paraplacodus, die nicht mit Verdrückung, d.h., nicht mit der Erhaltung zusammenhängt (Abb. 2a).
Der Humerus R54 ist 16,2 cm lang und gehört zur linken Vorderextremität. Der Schaft ist dorso-ventral leicht abgeflacht, die radiale Längskante ist fast gerade bis zur Mitte des Schaftes, biegt dann leicht nach caudal um. Die ulnare Längskante ist konkav. Das Proximalende ist nur leicht verdickt, das Caput hat wie bei Cyamodus einen dreieckigen Querschnitt, doch mit weniger scharf abgesetzten Kanten. Die Crista ist durch den schlechten Erhaltungszustand nicht einwandfrei zu erkennen. Das Distalende ist mit einer Ectepicondylarrinne versehen, abgeflacht und verbreitert, doch nicht so stark wie bei Cyamodus. Durch die Abflachung werden die Gelenkenden

schmal; die Condyli sind nicht gegeneinander abgegrenzt. Dieselbe Beobachtung konnte auch am Cyamodus-Humerus gemacht werden, nur ist die Verflachung bei diesem noch stärker. Da die Beschaffenheit des auflagernden Knorpels - zu Lebzeiten des Tieres - nicht bekannt ist, kann man nicht aussagen, ob diese Gelenkverschmälerung im verknöcherten Abschnitt des Humerus mit einer zunehmenden Versteifung des Ellbogengelenkes einhergeht - einer Spezialisierung auf aquatische Lebensweise. Für Placodus ist eine derartige Versteifung nicht anzunehmen, da seine Vorderextremitäten Funktionen übernehmen, die eine gute Beweglichkeit des Ellbogengelenkes erfordern (s. Kap. II.2.1.3.).

Der Humerus Nr. 176 (SWK, spinosus-Zone des oberen Muschelkalks von Hegnabrunn bei Kulmbach) sieht dem Humerus Nr. R 54 außerordentlich ähnlich (Abb. 2b). Er gehört zur linken Vorderextremität und ist 14,8 cm lang. Bedauerlicherweise ist die Crista unterhalb des Caput am Proximalende weggebrochen. Sollte es zutreffen, daß es sich bei Nr. 176 und R 54 tatsächlich um Placodus-Humeri handelt, so zeigt Placodus im Extremitäten-Bau enge Anlehnung an Cyamodus.

Aus den bisher gewonnenen Erkenntnissen steht fest, daß Placodus auch seine Vorderextremität nicht zum Schwimmantrieb einsetzte. Eine dem Schwimmen angepaßte Vorderextremität sei wiederum am Beispiel der Sauropterygier vorgestellt. Im allgemeinen wird der Unterarm gegenüber dem Oberarm stark verkürzt, dabei gleichzeitig verbreitert. Die Phalangenzahl wird erhöht, wie bei dem - den bisher (PEYER 1955) den Placodontiern zugeordneten - Helveticosaurus zollingeri aus der Mitteltrias des Tessins; oft werden die einzelnen Fingerglieder auch verlängert - bis die Vorderextremität schließlich zu einer Flosse umfunktioniert ist. Bei diesen "Flossenträgern" sitzt das Schultergelenk relativ hoch, eher seitlich am Körper. Bei Placodus hingegen sitzt es tiefer, die Aktion des Humerus fällt mehr unter die Körperachse. Zudem ist die Verkürzung des Unterarms im Verhältnis zum Oberarm nur sehr gering (der Unterarm hat etwa 2/3 der geschätzten Humeruslänge). Radius und Ulna sind im Vergleich zu Tibia und Fibula abgeflacht, doch nicht auffallend verbreitert. Die Hand behält terrestrischen Charakter, sie ist kurz und hat bewegliche, auffallend zierliche Finger. Da das Tier vermutlich zum Zwecke der Eiablage zu gelegentlichem Landgang gezwungen war, mußte die Vorderextremität so gestaltet sein, daß sie den verhältnismäßig schweren Körper noch tragen konnte. F.v. HUENE (1933) ging von der Theorie aus, daß Placodus mit den Vorderextremitäten ruderte, daher glaubte er, der

Humerus sei stärker aquatisch spezialisiert und vermutete daher auch im Humerus Nr. R 675 im Frankfurter Senckenberg-Museum einen Placodus-Humerus. E. von HUENE (1949) übernahm diese Zuordnung und rekonstruierte daraus eine Ruderextremität. Es handelt sich bei dem fraglichen Humerus um einen Teil der rechten Vorderextremität. Er ist ca. 12 cm lang und unvollständig. Dorso-ventral ist er stark abgeflacht, dabei sichelförmig gebogen. Das Proximalende ist keulenartig verdickt, das Caput war vermutlich halbkugelig. Vorder- und Hinterkante, die Dorsal- und Ventralfläche voneinander abgrenzen, sind stark ausgeprägt. Wie schon in Kap. II.1.1. erwähnt, handelt es sich meiner Ansicht nach um einen Nothosaurier-Humerus.
Obwohl für den Landgang nur noch bedingt tauglich, waren die Extremitäten von Placodus doch gut geeignet für ein Laufen am Meeresboden, da das Körpergewicht durch das Wasser getragen wurde. Diese ins aquatische Milieu übertragene terrestrische Lokomotionsweise ist vor allem günstig für die Nahrungssuche- und -aufnahme, da Placodus sich wohl vorwiegend von benthonischen Organismen ernährte. Der Hauptantrieb geht bei diesem "Bodenlaufen" von der kräftigeren Hinterextremität aus, mit der sich das Tier abstoßen konnte.

II.2.2. Vergleichende Analyse

II.2.2.1. Vergleich von Placodus mit Amblyrhynchus und Conolophus

Unter den rezenten Reptilien sind Lebensweise und Gestalt der semiaquatischen Galapagos-Meerechse Amblyrhynchus (Abb. 1) am ehesten mit Placodus vergleichbar. Schon DREVERMANN (1922) wies auf Ähnlichkeiten der Femora beider Gattungen hin.
Conolophus ("Drusenkopf") verkörpert die ausschließlich terrestrisch lebende Gattung der Galapagosechsen, die zu den Iguaniden gehören. Besonders interessant für die Funktionsmorphologie wird Conolophus dadurch, daß im Vergleich mit diesem Landreptil die Anpassungen von Amblyrhynchus an die semiaquatische Lebensweise deutlich werden. Voraussetzung für einen solchen Vergleich ist die Annahme, daß Amblyrhynchus und Conolophus von einem gemeinsamen Iguaniden-Vorfahren abstammen, der einst vom südamerikanischen Festland auf die Inseln gelangte. Vergleichende immunochemische Studien von Serum-Proteinen (HIGGINS & RAND 1974) ergaben, daß Amblyrhynchus immunologisch enger mit Conolophus verwandt ist als mit Iguana iguana vom südamerikanischen Kontinent. BENNETT et al. (1975) äußern sich zu der besonderen Lebensweise von Amblyrhynchus: "The major specialisations of

this species are primarily behavioural."

Einige osteologische Merkmale von Amblyrhynchus und Conolophus, die mit den Anpassungen von Amblyrhynchus an die sekundär marine Lebensweise zusammenhängen und die ihn von Conolophus unterscheiden:

- Erhöhte seitliche Beweglichkeit des Halses (Abweiden der Algen)
- Ventrale und dorsale Schwanzmuskulatur bis zum Schwanzende durchgehend gut ausgeprägt
- Gesteigerte seitliche Beweglichkeit im hinteren Schwanzdrittel
- Erhöhte Beweglichkeit im Sacralbereich (Abb. 4a)
- Verlängerung der Endphalangen und Krallen an Hand und Fuß (Abb. 4e+f). (Festklammern unter Wasser und Zurückgehen an Land: Felsküste)
- Leicht verkürzter Unterarm und Unterschenkel im Verhältnis zur Länge von Oberarm und Oberschenkel
- Stärkere Neigung der Dornfortsätze nach cranial: Hängt mit der stärkeren Beanspruchung der Sehnen und Schwanzmuskulatur zusammen
- Ausscheidungsdrüsen für Salz auf dem Nasale

Übereinstimmungen von Amblyrhynchus mit Placodus:

- Erhöhte seitliche Beweglichkeit des Halses
- Zusätzliche Verbindung der Rumpfwirbel durch Zygosphen/Zygantrum-Gelenkung (Amblyrhynchus) bzw. Hyposphen/Hypantrum-Gelenkung (Placodus)
- Unterarm und Unterschenkel haben jeweils 2/3 der Länge von Oberarm und Oberschenkel
- Erhöhte Beweglichkeit im Sacralbereich: Spezialisierte Wirbel
- Ähnlichkeit der Femora
- Schwanz übertrifft den Rumpf an Länge:
  Placodus gigas (SMF): Länge Kopf/Rumpf: 1 m, Schwanzlänge 1,50 m
  Amblyrhynchus cristatus albemariensis (SMF): Länge Kopf/Rumpf: 0,46 m Schwanzlänge 0,71 m (max. bekannte Gesamtgröße: 1,35 m)

Auf der folgenden Seite sind in einer Tabelle die wichtigsten osteologischen Unterschiede zwischen Placodus und Amblyrhynchus dargestellt.

	Placodus	Amblyrhynchus
Hals	8 Wirbel	5 Wirbel
Rumpf	Recht starr: In der Horizontalen stark divergierende, kräftige und steil aufragende Zygapophysen. Facetten gewölbt, greifen fest ineinander.	Gute seitliche Beweglichkeit: Zygapophysen kurz, horizontal in annähernd rechtem Winkel zur Längsachse des Körpers stehend. Facetten groß, flach, nur geringe Schrägstellung.
Sacralregion	3 Sacralwirbel. Erhöhte Beweglichkeit durch kurze Zygapophysen mit flachen, annähernd horizontalen Facetten. Auflösung der Hyposphen/Hypantrum-Gelenkung zwischen dem 1. und 2. Sacralwirbel.	2 Sacralwirbel. Erhöhte Beweglichkeit durch kurze Zygapophysen und kleine Facetten, die in der Horizontalen miteinander gelenken. Auflösung der Zygosphen/Zygantrum-Gelenkung zwischen dem 1. und 2. Sacralwirbel (Abb. 4a).
Becken	Ilium klein und schwach. Distal geringfügig nach caudal ausgezogen. Verbindung Sacralregion/Becken: Allmähliche Loslösung, doch noch Kontakt.	Großes Ilium, distal lang nach hinten ausgezogen. Intensive Verbindung zwischen Sacralregion und Becken.
Schwanz	Hämalbögen kürzer als die Dornfortsätze. Gute seitliche Beweglichkeit durch flache Facetten an enggestellten, langen und leicht schräg aufragenden Zygapophysen. Schwanzrippen nach ventral gebogen. Schwanzquerschnitt: In der Basis rund-oval, dann durchgehend seitlich komprimiert. Im hinteren Schwanzdrittel längliche, seitlich eingezogene Wirbelcentra mit stark reduzierten - wahrscheinlich bindegewebig befestigten - Neuralbögen, die in der Mitte des Centrums sitzen; keine Schwanzrippen, keine Hämalbögen (schwach entwickelte ventrale und dorsale Schwanzmuskulatur).	Hämalbögen so lang wie die Dornfortsätze. Gute seitliche Beweglichkeit durch kurze, gespreizte Zygapophysen, die leicht schräg aufragen. Facetten sind flach und klein. Schwanzrippen liegen in der Horizontalebene und weisen leicht nach hinten. Schwanzquerschnitt: In der Basis rund-oval, dann durchgehend seitlich komprimiert. Im hinteren Schwanzdrittel längliche, seitlich eingezogene Wirbelcentra mit noch relativ hohen, fest verwachsenen Neuralbögen, die am Hinterende des Centrums sitzen; Hämalbögen durchgehend bis zum Schwanzende (durchgehend gut entwickelte ventrale und dorsale Schwanzmuskulatur).

Tab. 1: Einige wichtige osteologische Unterschiede zwischen Placodus und Amblyrhynchus

II.3. Zur aquatischen Lokomotion

II.3.1. Aquatische Lokomotionsarten bei Wirbeltieren

Prinzipiell unterscheidet man verallgemeinernd zwischen folgenden Antriebsarten:

1) Der axiale Antrieb, bei dem die Kraft in der Körperachse auf das Wasser übertragen wird, also über Rumpf und/oder Schwanz.
2) Der paraxiale Antrieb, bei dem die Kraft außerhalb der Körperachse durch Einsatz der Extremitäten auf das Wasser übertragen wird.

Grundsätzlich kann man (Schwimmterminologie BRAUN & REIF 1982) die Antriebsformen gliedern in:

a) Kontinuierlicher Antrieb, der auf Schlängeln oder Ozillation beruht
b) Diskontinuierlicher Antrieb, der aus Rudern oder Paddeln besteht.
   Dieser Antrieb arbeitet nach dem Widerstandsprinzip, d.h., das Tier stößt sich mit seinen Extremitäten gegen das Wasser ab.
   Der Nachteil liegt im hohen Energieaufwand, da zwischen zwei Extremitätenschlägen immer eine ineffektive Rückholbewegung stattfindet, die nicht zum Antrieb beiträgt, sondern Energie verbraucht.
   Diese Antriebsart findet man fast immer nur bei sekundär aquatischen Tetrapoden (mündl. Mittlg. REIF: Einzelne Fische rudern vielleicht auch), allerdings selten bei großen Tieren, da sie zu große Energieverluste mit sich bringt. Sie kommt auch nie bei reinen Schwimmtieren vor, bei denen die Trägheitskräfte überwiegen - d.h., ab einer bestimmten Körpergröße und Geschwindigkeit - und auch nur bei solchen, deren Extremitäten auch anderen Fortbewegungsarten dienen.

II.3.2. Zur Schwimmweise von Amblyrhynchus und Placodus

Die Meerechse Amblyrhynchus schwimmt axial-subundulatorisch, das heißt, durch Kraftübertragung von Rumpf und Schwanz in einer Schlängelbewegung, wobei die Wellenamplitude im vorderen Teil des Körpers gering ist und erst im letzten Drittel zunimmt (Abb. 5a+b). Besonders effektiv für die kräftigen Schwimmstöße ist der Schwanz: Nach Beobachtungen von BARTHOLOMEW et al. (1976) war eine Meerechse mit einem zum Teil amputierten Schwanz nicht mehr in der Lage, die normale Spurtgeschwindigkeit beim Schwimmen zu erreichen, sowie unfähig zu tauchen. Beim Abtauchen muß der natürliche Auftrieb - verursacht vor allem durch die mit Luft prall gefüllten Lungen - mit kräfti-

gen Schwimmstößen überwunden werden. Wie die Filmaufnahmen von I. EIBL-EIBESFELDT zeigen, legt Amblyrhynchus die Extremitäten beim Schwimmen dicht an den Körper an; selbst beim Tauchvorgang bleiben sie passiv. Nach BARTHOLOMEW et al. (1976) werden nur in zwei Situationen die Vorderextremitäten im Wasser aktiv eingesetzt:

1) Bei Erreichen der Spitzenschwimmgeschwindigkeit stellt die Echse oft die Vorderextremitäten seitlich aus und stößt sich synchron mit der Wellenbewegung des Rumpfes und Schwanzes vorwärts. Bei niederen Schwimmgeschwindigkeiten werden die Gliedmaßen niemals zur Fortbewegung eingesetzt; sie dienen nur gelegentlich zum Ausbalancieren.

2) Bei Ermüdung tendiert die Echse dahin, zu schlingern; als Ausgleichsbewegung ist eine Art von Wassertreten zu beobachten. Dabei werden die Finger zum Abschlag gespreizt und beim Aufschlag zusammengelegt, vermutlich um einen eventuellen Effekt der Schwimmhäute zu maximieren.

KÖHNKE (1982) berichtet über Versuche mit einem grünen Leguan (Iguana iguana), bei dem während des Schwimmens gelegentlich ein wechselseitiges Anziehen und Abspreizen der Hinterextremität zu beobachten war. Bei Amblyrhynchus trifft dies nicht zu. Bei Richtungsänderungen verhält sich der grüne Leguan nach KÖHNKE wie die Meerechse nach eigenen Beobachtungen anhand von Filmaufnahmen: Kopf und Hals leiten durch Ausrichtung in die angestrebte Richtung die Wende ein, Rumpf und Schwanz folgen der Biegung.

Der Schwanz dient bei Amblyrhynchus als Hauptantriebsorgan bei der Fortbewegung im Wasser. Das hintere Drittel ist wie fast der gesamte Schwanz seitlich abgeflacht, doch nicht deutlich mehr als bei anderen Iguaniden. Die Sektion des Schwanzes eines von I. EIBL-EIBESFELDT zur Verfügung gestellten juvenilen Exemplars zeigte, daß im Gegensatz zu den Krokodilen (FREY 1982) der Schwanz von Amblyrhynchus über die gesamte Länge der Schwanzregion durch gleichförmige Myosepten unterteilt ist. Diese erscheinen tütenförmig ineinandergeschachtelt, wobei diese nach hinten hin immer schmaler, spitzer und kleiner werden.

BARTHOLOMEW et al. (1976) maßen für Amblyrhynchus eine durchschnittliche Spurtgeschwindigkeit (74 cm/sec bei einer Gesamtlänge von 97 cm), die weit unter der von anguilliform schwimmenden Fischen vergleichbarer Größe liegt (Bsp. Aal: 113 cm/sec bei einer Gesamtlänge von 60 cm, d.h., 2,3 mal so viel wie bei einer Meerechse vergleichbarer Größe). Die durchschnittliche Dauergeschwindigkeit adulter Meerechsen liegt bei 45 cm/sec (bei einer

max. Gesamtlänge von 1,35 m).
Der Rumpf von Placodus ist im Gegensatz zu Amblyrhynchus relativ starr durch die kurzen, steil aufragenden und abgespreizten Zygapophysen, eine zusätzliche Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung der Wirbelkörper und versteifende Dermalossifikationen zwischen den Dornfortsätzen. Die überaus hohen Dornfortsätze im Rumpf, die ihre maximale Höhe im letzten Rumpfdrittel erreichen, sprechen für eine kräftige epaxonische Rumpfmuskulatur, die erforderlich ist für die kraftvolle Bewegung und muskuläre Verspannung der Schwanzbasis (Abb. 4d). Den Ossifikationen über der Wirbelsäule könnte u.a. zusätzlich - wie bei den Krokodilen (FREY 1982) - eine Stabilisierungsaufgabe für den Rumpf bei Muskelaktivitäten zukommen. In erster Linie aber werden sie vermutlich die Basis für einen dorsalen Schuppenkamm gebildet haben.
Da durch die relativ geringe Beweglichkeit des Rumpfes die seitliche Rumpffläche als Verdrängungsfläche beim Schwimmen fast ganz ausfällt, müssen Verdrängungs- und Antriebsfläche im wesentlichen im Schwanzbereich gelegen haben. Placodus hat seinen größten Schwanzquerschnitt und damit die größte Schwanzmuskelmasse in der Basis und im ersten Drittel des Schwanzes. Der Querschnitt war in diesem Bereich vermutlich rund - hochoval. Die Wirbelcentra sind durch enggestellte, steil aufragende Zygapophysen mit flachen Facetten, die immer noch eine gute laterale Beweglichkeit gewährleisten, vor Torsion geschützt - wichtig bei kräftigen Schwanzschlägen. Die Sacralregion ist besonders auf erhöhte seitliche Beweglichkeit spezialisiert. Hier und an der Schwanzbasis wird der Hauptantrieb, d.h., die Krafterzeugung, gelegen haben. Hämapophysen, hohe Dornfortsätze und seitlich ausladende Schwanzrippen bieten Ansatzfläche für eine kräftige Muskulatur.
Aufgrund ihrer viel Energie benötigenden Masse und ihrer geringen Verdrängungsfläche bietet sich die Schwanzbasis aus energetischen Gründen nicht als Hauptvortriebsbereich an (vgl. FREY 1982). Leider ist der größte Teil des mittleren Schwanzdrittels von Placodus nicht erhalten, so daß nur Vermutungen über seine Gestaltung erstellt werden können. Mit Hilfe einiger weniger Wirbel aus seinem hinteren Teil läßt sich folgende Rekonstruktion erstellen: Der Dornfortsatz des vierten Schwanzwirbels ist gleichzeitig der letzte erhaltene Dornfortsatz des ersten Schwanzdrittels. Er weist im Gegensatz zu den vorhergehenden eine deutliche Neigung nach hinten auf, daher ist anzunehmen, daß die darauffolgenden Dornfortsätze ebenfalls diese Neigung hatten.

Aufgrund der raschen Längenabnahme der Schwanzrippen und Hämapophysen vermute ich, daß nicht mehr als 16 Caudalwirbel solche Fortsätze getragen haben.
Da die letzten Wirbelkörper des mittleren Schwanzdrittels noch Dornfortsätze, aber weder Rippen noch Hämapophysen tragen, dürfte der Schwanz in diesem Bereich eine seitliche Abflachung gehabt haben. Dadurch bietet er sich als Verdrängungsfläche an, so daß hier vermutlich der Hauptvortrieb stattfand.
Das hintere Schwanzdrittel zeichnet sich durch lange, seitlich eingezogene Wirbelcentra aus, deren Neuralbögen stark reduziert sind (s. Kap. II.1.5.4.) und denen andere Fortsätze fehlen. Der Schwanz dürfte auch in diesem Bereich seitlich abgeflacht gewesen sein; die dorsale und ventrale Muskulatur war wohl nur noch schwach entwickelt. Durch die amphicoele Verbindung sind die Wirbel gegeneinander zwar gut beweglich, besitzen aber gleichzeitig durch ihre Länge eine ausgezeichnete Stabilisation. Dadurch erfüllen sie die Anforderungen, die bei einer Steuerfunktion verlangt werden. Beim Schwimmen wurde das Schwanzende passiv mitbewegt, bei einer Richtungsänderung oder -stabilisierung aktiv eingesetzt. Folglich lassen sich bei Placodus wie bei den Krokodilen drei hintereinandergeschaltete Funktionseinheiten des Schwanzes unterscheiden (vgl. FREY 1982):
1) Hauptantrieb (=Krafterzeugung)
2) Hauptvortrieb
3) Steuerung
Das während des Schwimmens passiv nach hinten gestreckte Femur konnte einerseits als Widerlager für die stark bewegten Bereiche Sacralregion und Schwanzbasis dienen oder auch gegebenenfalls geringe Steuerfunktionen bei Richtungsänderungen übernehmen.
Da bei einer Richtungsänderung während des Schwimmens der fast unbiegsame Rumpf schwerfällig in der Wende war, ist denkbar, daß die Steuerung vorwiegend durch seitliches Ausstellen der Vorderextremitäten ausgeführt wurde. Der Unterarm von Placodus ist insgesamt breiter als der Unterschenkel - Radius und Ulna sind breiter und flacher als Tibia und Fibula. Das verbreiterte und abgeflachte Distalende des Humerus entstand in Anpassung an die aquatische Lebensweise. Der Aktionsradius des Humerus erlaubt ein seitliches Ausstellen der Vorderextremität.
Placodus war zu langsamem Dauerschwimmen befähigt, daher ist es aus energetischen Gründen sinnvoll, die Hauptvortriebsfläche auf einen hinter der Schwanzbasis gelegenen Teil des Schwanzes zu verlegen, da hier entsprechend

weniger Muskelmasse in Bewegung gehalten werden muß. Ich schätze seine Durchschnittsgeschwindigkeit auf etwa 150 cm/sec.
Die aquatische Lokomotion von Placodus fällt nach der Definition (BRAUN & REIF 1982) in den Bereich des kontinuierlichen Antriebs (s. Kap. II.3.1.). Unter den axialen Bewegungstypen entspricht er dem axial/subundulatorischen (subcarangiformen) Typ, ebenso wie Amblyrhynchus. Nach BRAUN & REIF (1982) versteht man unter diesem Typ eine axiale Lokomotion, bei der die Wellenamplitude im vorderen Teil des Körpers gering ist und erst im letzten Drittel stark zunimmt - bei Placodus im Sacralbereich.

II.4. Ernährung und Ökologie von Placodus

Der hauptsächliche Lebensraum von Placodus war der marine sublitorale Bereich. Dort ernährte er sich von benthonischen Organismen wie Muscheln, Schnecken, Echinodermen und Krebsen, gelegentlich wohl auch von Cephalopoden und anderen Invertebraten. Das kräftige Knackgebiß war besonders dazu geeignet, Schalen zu zerbrechen. Stellung und charakteristische Abnutzung der vorderen Greifzähne zeigen, daß mit Vorliebe festsitzende Schalentiere gefressen wurden: Die Funktion der Greifzähne ist dabei am ehesten mit den Greifschaufeln eines Baggers zu vergleichen (Abb. 8): Der Oberkiefer greift im Bereich der Schnauze über den Unterkiefer. Die Prämaxillarzähne sind nicht senkrecht zu ihrer Längsachse abgenutzt, sondern schräg aus- und aufwärts; entsprechend umgekehrt verhält es sich bei den Greifzähnen auf dem Dentale (Abb. 10a). Eine solche Abnutzung kann nicht durch gegenseitige Berührung der oberen und unteren Greifzähne entstehen, sondern kommt durch Abwetzen an Hartsubstanzen zustande. Der Greifmechanismus der vorderen Zähne war also geeignet für das Aufklauben der Nahrung vom Meeresboden sowie für das Abreißen festsitzender Muschelschalen.
Placodus wird in zeichnerischen Rekonstruktionen mit Vorliebe an Terebratelgründen weidend dargestellt, doch waren diese wohl nicht seine Hauptnahrungsquelle: Der Körper der Brachiopoden besteht aus einer nur sehr geringen Muskelmasse, nur der fleischige Stiel könnte als Nahrung gedient haben. Nach freundlicher mündlicher Mitteilung von H. HAGDORN (Künzelsau) liegt ihm trotz langer Sammeltätigkeit kein Placodus-Material aus den besonders Terebratelreichen Hassmersheim-Mergeln und der Hauptterebratelbank in SW-Deutschland vor. Reste wurden aber u.a. in Tonlagen einer Fazies ehemaliger Weichböden mit epibenthonischen Muscheln und Schnecken (mo/Crailsheim:

pulcher-evolutus-Zone) gefunden, seltener auf Hartböden wie Crinoiden-Gründen o.ä.

Das Nahrungsangebot im Muschelkalkmeer war reichhaltig, die eiweißhaltige Nahrung gibt Energie und ist leicht verdaulich - im Gegensatz zu pflanzlicher Nahrung. Nach freundlicher mündlicher Mitteilung von Dr. KLEMMER (Frankfurt) muß Amblyrhynchus nach der Nahrungsaufnahme an Land gehen, da er zum Verdauen der pflanzlichen Nahrung eine bestimmte Körpertemperatur benötigt und daher von der Sonneneinstrahlung abhängig ist. Amblyrhynchus ernährt sich ausschließlich vegetarisch von Algen, die nahe der Küste auf Felsen wachsen. Die Echse hält sich nur zur Nahrungsaufnahme im Wasser auf und entfernt sich nie weit von ihrem eigentlichen Lebensraum, der Felsküste. Nach BARTHOLOMEW et al. (1976) taucht die Meerechse in Tiefen bis zu 12 m und maximal 200 m von der Küste entfernt.

Die bisherigen Placodus-Reste stammen aus der Rand- sowie auch der Beckenfazies des Muschelkalkmeeres. Zur Verteilung der Fundorte einige Beispiele aus Mitteleuropa:

a) Unterer Muschelkalk:

- Oberschlesien: Die klassischen Fundpunkte liegen ca. 50 km vom E-Rand des Vindelizisch-Böhmischen Massivs entfernt.
- Freyburg/Unstrut und Rüdersdorf b. Berlin: Über 100 km nördlich der damaligen Küste (mündl. Mittlg. HAGDORN/Künzelsau).

b) Oberer Muschelkalk (Hauptmuschelkalk):

- Steinsfurt/Kraichgau: Zwischen Rheinischem Massiv und Vindelizisch-Böhmischen Massiv: ca. 150 km von beiden Küsten entfernt.
- Crailsheim: ca. 100 km von der damaligen Küste entfernt.
- Eggegebirge und Weserbergland: Beide weniger als 100 km von der Rheinischen Insel entfernt (mündl. Mittlg. HAGDORN/Künzelsau).
- Bayreuth: Sehr küstennah; aus diesem Fundgebiet stammen die meisten Placodus-Funde.

Nach den Daten seiner Verbreitung war Placodus also im gesamten germanischen Becken anzutreffen, wenn es auch deutliche Konzentrationen in Küstennähe gibt. Vielleicht suchten die Tiere gelegentlich besonders nahrungsreiche Gebiete im Beckeninnern auf. Hauptsächlich handelt es sich bei den fossilen Resten um Zähne. Da Placodus kein schneller Schwimmer war, ist anzunehmen, daß er nur in größeren zeitlichen Abständen an Land ging, so z.B. zu Eiablage oder auch, um sich in der Sonne zu wärmen. Den größten Teil seines Lebens wird er sich jedoch im Wasser aufgehalten haben. Die hochangesetz-

ten, dicht vor den Augen liegenden Nasenöffnungen erlaubten dem Tier zu atmen, ohne den gesamten Kopf aus dem Wasser zu heben. Das große Parietalauge diente vielleicht demselben Zweck wie bei den rezenten Reptilien: zur Unterscheidung des Tag-Nacht-Rhythmus (mündl. Mittlg. FREY/Tübingen). Vielleicht war Placodus von seiner Physiologie her besonders spezialisiert, um im Wasser vor raschem Körpertemperatur-Verlust geschützt zu sein, damit die Beweglichkeit erhalten bleibt.
Mit der Regression des Meeres im unteren Keuper engte sich der Lebensraum dieses Reptils zunehmend ein, womit vielleicht das Aussterben dieser Gattung - sowie auch von Cyamodus - zu erklären ist.

II.5 Vergleich von Placodus mit Paraplacodus - einer anderen ungepanzerten Placodontier-Gattung

Die Placodus am nächststehende ungepanzerte Placodontier-Gattung ist Paraplacodus broilii PEYER 1931 aus dem oberen Anis der alpinen Trias: Bisher sind 2 fast vollständige Skelette aus der Grenzbitumenzone des Monte San Giorgio/Tessin bekannt.
Die Körpergestalt von Paraplacodus ist sehr ähnlich der von Placodus, ebenso stimmen die Extremitäten - soweit bekannt - weitgehend überein. Nur der Humerus von Paraplacodus erscheint kräftiger als das Femur - umgekehrt wie bei Placodus (PEYER 1955). Die Scapula von Paraplacodus ist höher und vollständig verknöchert, der distale Anteil knickt leicht nach caudal um, die ventrale Partie ist schmaler als bei Placodus. Der Wirbelbau ist sehr ähnlich, nur die Dornfortsätze sind wesentlich niedriger als bei Placodus. An den Rippen hat Paraplacodus caudalwärts ausgedehnte fahnenartige Verbreiterungen. Sein Ischium ist beilförmig und dem der Nothosauriden recht ähnlich. Dermale Ossifikationen sind nicht nachgewiesen. Der Schädel ist zierlicher als bei Placodus und das Gebiß "ursprünglicher": Es besteht aus je 3 schneidezahnähnlichen Greifzähnen auf dem Praemaxillare, denen je 2 Greifzähne auf dem Unterkiefer gegenüberstehen, sowie zahlreichen kegelförmigen bis zylindrischen Zähnen auf dem Dentale und Maxillare. Das Palatinum trägt 2 Reihen plattenförmiger Quetschzähne.
E. von HUENE (1949) beschreibt die Vorderextremität von Paraplacodus als "eine schon zum Schwimmen nicht wenig abgeänderte Festlandsextremität"; sie hält Placodus für die stärker aquatisch spezialisierte Gattung. Der von ihr gezogene Vergleich leidet allerdings darunter daß sie Placodus einen mutmaßlichen Nothosaurier-Humerus zuschreibt (S. 107, Abb. 6b).

Im Skelett der beiden bisher gefundenen Paraplacodus-Exemplare sind keine eindeutigen aquatischen Spezialisierungen nachweisbar; doch aus der paläogeographischen Fundsituation (mariner Flachwasserbereich) läßt sich herleiten, daß Paraplacodus zumindest semiaquatisch lebte.

III. Henodus chelyops HUENE 1936

III.1. Stratigraphie

Nach REIFF (1937) entstammen die Henodus-Funde einer 28 cm mächtigen Steinmergellage in den mittleren grauen Estherienschichten (km1) des Gipskeupers von Tübingen-Lustnau.
Die Pollen aus den mittleren grauen Estherienschichten weisen auf ein vegetationsarmes, arides Klima hin (freundl. mündl. Mittlg. W. WILLE/Tübingen). Gelegentliche marine Transgressionen und darauffolgende Eindampfungen sorgten für starke Gipsausscheidungen. Ein solchermaßen gestalteter Lebensraum wäre meiner Ansicht nach ausgesprochen ungeeignet für ein semiaquatisch lebendes Tier wie Henodus. Eher wäre an eine Lagunenlandschaft mit eingeschalteten Süßwasserseen zu denken, wie REIFF (1938, S. 49) die paläogeographische Situation für die Ablagerungszeit der oberen bunten Estherienschichten beschreibt, welche direkt über den mittleren grauen Estherienschichten liegen. Nach REIFF's Ansicht (1937, 1938) fehlen die ob. bunt. E.-Schichten im Fundprofil von Henodus. Er führt die besondere Ausbildung der Mergel an diesem Aufschluß zurück auf die Sedimentationsverhältnisse eines ehemaligen Sees (1938, S. 26). REIFF war geneigt, die hangenden, leicht bunt gefärbten obersten 40-50 cm der mittl. grauen E.-Schichten dieses Profils als zeitliches Äquivalent der ob. bunt. E.-Schichten anzusehen. Dagegen sind bei allen übrigen von ihm erstellten Profilen in unmittelbarer Umgebung die ob. bunt. E.-Schichten unzweifelhaft vorhanden (1938, S. 176 ff.).

Eine Korrelation des REIFF'schen Fundprofils (1937, S. 536f., S. 541f.) mit dem Keuper-Profil von ETZOLD, HAHN & KOERNER (1975, S. 115, S. 243) aus dem Rammert (Bühl), das nur wenige km Luftlinie von Lustnau entfernt liegt, läßt vermuten, daß die von REIFF beschriebenen Profile entgegen seiner Darstellung die ob. bunt. E.-Schichten doch enthalten. Die Fundschicht von Henodus liegt nach REIFF (1938) 2,50 m unter der Unterkante des massigen Schilfsandsteins. Die gesamte Mächtigkeit der mittl. grauen E.-Schichten gibt er in diesem Profil mit 11,3 m an. Bei ETZOLD et al. (1975) haben die ob. bunt. E.-Schichten von Bühl eine Mächtigkeit von 3,30 m, die grauen

Estherienschichten sind 13,55 m mächtig. Auffallend häufig sind im REIFF'schen Profil (1937) außerdem Steinmergellagen in den mittl. grauen E.-Schichten, die er später (1938) als Charakteristikum der oberen bunten E.-Schichten darstellt. F.v.HUENE (1936) zitiert M. SCHMIDT (1930, S. 27: Erläuterung zu Blatt Tübingen (96)der Geologischen Spezialkarte von Württemberg): "Unter dieser vergleichsweise festen, aber sonst normalen Sandsteinbank (des Schilfsandsteins am Goldersbach bei Lustnau) stehen dunkle Mergel mit flachen gelbgrauen Dolomitgeoden in mehr als 1 m Mächtigkeit.... Es ist möglich, daß diese an Glimmer noch armen Schichten nicht anderes darstellen als eine besondere Ausbildung der oberen Estherienschicht mit ihren Steinmergellagern."
Bei der - jetzt nachträglich vorgenommenen - Präparation von Exemplar IV wurden bunt gefärbte Sedimente freigelegt.
Die synsedimentäre Entstehung der Steinmergelknollen - in denen die Henodus-Skelette eingebettet liegen - und der Fundschichten vorausgesetzt, wäre dies ein weiterer Beweis dafür, daß es sich bei den Fundschichten nicht um die mittleren grauen Estherienschichten handelt.
Ich schließe aus den genannten Daten, daß die Henodus-Fundschichten dem obersten km1 und damit den oberen bunten Estherienschichten zugerechnet werden sollten, Zwar sind in den von REIFF aufgenommenen Keuperprofilen der ob. bunt. E.-Schichten noch keine Pflanzenreste belegt, doch war diese Zeit sicher schon vegetationsreicher, da sie eine Übergangsfazies zum Schilfsandstein - ausgezeichnet durch üppige Vegetation und betont feuchtes Klima - liefert.

III.2. Osteologische Beschreibung

III.2.1. Vorderextremität

Die Vorderextremität des schildkrötenähnlichen Henodus ist auffallend kurz und schwach im Verhältnis zu dem großen gepanzerten Körper. Die durchschnittliche Länge der Humeri beträgt etwa 10 cm. Der Humerus von Ex. III ist wohl einer der am besten erhaltenen: Er ist 10,2 cm lang und stark verdrückt; ursprünglich war er wohl nur leicht dorso-ventral abgeflacht (Abb. 6a). Der Gelenkkopf ist gewölbt und von ovalem Querschnitt. Die radiale Längskante des Humerus ist fast gerade, die ulnare stark konkav. In der Mitte wird der kurze Schaft dadurch einseitig eingedellt. Lateral ist

eine deutlich ausgeprägte Ectepicondylarrinne zu sehen,
Radius und Ulna sind halb so lang wie der Humerus. Während der Radius eine ziemlich gleichförmige Gestalt besitzt, ist die Ulna proximal durch das kräftige Olecranon breiter als distal. Anscheinend haben beide Unterarmknochen bei aufgesetzter Hand in einer Ebene gelegen, wodurch der Unterarm eine ansehnliche Breite erhält. Das distale Ende des Humerus ist verbreitert und abgeflacht, wodurch die Gelenkfläche verschmälert wird; die Condyli sind nicht deutlich voneinander abgesetzt. Dieser Zustand könnte auf eine Versteifung des Ellbogengelenkes hinweisen, in deren Folge die Hebung des Körpers über das Ellbogengelenk stark eingeschränkt wäre. Da wir über die Form und Ausbildung der - beim lebenden Tier - aufsitzenden Knorpelkappe nichts wissen, bleibt es bei der Vermutung.
Leider sind bei allen acht Exemplaren die Extremitäten unvollständig erhalten: Hand und Fuß von Henodus sind uns nur teilweise überliefert und dann fast immer nur als verstreute Einzelknochen. Bei der gründlichen Säuberung und Präparation von Ex. IV kam eine fast vollständige rechte Hand zum Vorschein (Abb. 6b). Diese war bisher nicht beschrieben. Unter der Ulna liegen 2 Handwurzelknochen; der äußere klein und von rundem Querschnitt, der innere etwas größer und von unsymmetrischer Gestalt. Vermutlich handelt es sich hier um Ulnare und Radiale. Alle 5 Metacarpalia sind in situ erhalten, jedoch stark dorso-ventral verdrückt, so daß sie breiter erscheinen, als sie ursprünglich waren. Der erste Metacarpalknochen ist trotzdem als der kräftigste und kürzeste zu erkennen. Die übrigen 4 sind lang und schlank, vor allem erstaunlich zierlich im Verhältnis zur Größe des Tieres. Distal und proximal sind die Metacarpalia leicht verbreitert. Die Form der wenigen erhaltenen Phalangen ist größtenteils schwer zu erkennen, da sie z.T. schräg im Gestein stecken. Sie ähneln denen von Placodus. Die Phalangen sind nicht sehr lang und in der Mitte eingeschnürt. Soweit ersichtlich, hat der 1. Finger 2 Phalangen, der 2. Finger 2-3, der 3. Finger mindestens 3, der 4. Finger mindestens 4, vom 5. Finger ist kein Fingerglied überliefert. Bei Ex. II ist - von F.v.HUENE (1936) bereits beschrieben - die linke Hand z.T. im Zusammenhang erhalten: Sie ist stark verdrückt, von der Handwurzel sind 2 Carpalknochen zu sehen - nach F.v.HUENE neben dem Intermedium wahrscheinlich Radiale und Ulnare. Die 4 erhaltenen Metacarpalia sind länglich und schlank und durch Verdrückung stark abgeflacht. Am Gelenkende sind sie jeweils leicht verbreitert.

Wahrscheinlich besaß Henodus die normale reptilische Fingerformel (2,3,4,5,3,(4)). Eine Vermehrung der Phalangenzahl scheint also nicht stattgefunden zu haben. Wie bei Placodus sind auch bei Henodus keine Mesocarpalia überliefert. Die Hand ist im Verhältnis zum Körper recht zierlich. In Form und Gestaltung entspricht sie etwa der einer Sumpfschildkröte.

III.2.2. Hinterextremität (Abb. 6c)

Die Hinterextremität ist länger und kräftiger als die Vorderextremität. Das Femur ist bei Ex. I 11,6 cm lang, der Unterschenkel 7 cm. (Der Humerus von Ex. II ist 10,2 cm lang, der Unterarm etwa halb so lang). Bei allen Exemplaren steht das Femur in situ beidseitig quer vom Körper ab, die Unterschenkel sind rückwärts gerichtet. Die ventrale Fläche des Femurs zeigt dadurch nach hinten (caudal), die dorsale nach vorne (cranial). Das verdickte Proximalende hat einen dreieckig-kantigen Querschnitt, der sich in den Schaft hinein fortsetzt. Das Caput ist leicht gewölbt. In der Mitte ist das langgestreckte Femur stark eingeschnürt und dorso-ventral etwas abgeflacht; die dorsale Fläche ist leicht konkav, die ventrale fast eben. Das Distalende ist verbreitert, mit ovalem Querschnitt. Die Condyli für Tibia und Fibula sind schmaler als bei Placodus, aber noch deutlich gegeneinander abgesetzt. Die Verschmälerung der Gelenkflächen des Knies könnten eine eventuelle Versteifung des Gelenkes und eine damit verbundene Bewegungseinschränkung bedeuten (s. auch Kap. III.2.1.).
Im Bereich des internen Trochanters befindet sich eine Leiste, ebenso im Bereich des 4. Trochanters (= Adduktoren-Kamm). Die auf der Dorsalseite des Femur liegende Leiste für den M. iliofemoralis ist etwa der von Placodus vergleichbar. Die Fossa trochanterica ist nur schwach angedeutet, wobei der Erhaltungszustand (Verdrückung) täuschen kann. Am Distalende findet sich ventral eine leichte Einbuchtung, wie sie auch am Femur von Placodus existiert.
Das Femur von Henodus ist dem von Placochelys placodonta (Abb. 6d) sehr ähnlich, abgesehen davon, daß es bei dieser weniger abgeplattet als vielmehr gerundet erscheint, ohne die ausgeprägten Leisten, die das Femur von Henodus kennzeichnen (s. Kap. III.10.). Der Fuß von Henodus ist weniger bekannt als die Hand. Bis auf einzelne verstreute Fußknochen bei den übrigen Exemplaren ist bei Ex. VIII ein Teil des rechten Fußes im Zusammenhang überliefert. Die beiden Fußwurzelknochen sind große rundliche Elemente, größer als die der Handwurzel. Vermutlich handelt es sich hier um Fibulare

und Astragalus. Die 2 Metatarsalia entsprechen in der Form den Metacarpalia, sind aber insgesamt kräftiger. Von den 3 erhaltenen Phalangen liegen 2 im Zusammenhang vor: Sie sind länglich und in der Mitte eingeschnürt. Sie gleichen den Phalangen der Hand, erscheinen aber ebenfalls kräftiger als diese. Ihre Gestalt erinnert sehr an Placodus. Mesotarsalia sind nicht überliefert; da diese auch bei Placodus nicht vorliegen, stellt sich die Frage, ob sie bei den Placodontiern vielleicht nicht verknöchert waren.

III.2.3. Becken

Das Becken von Henodus ist verhältnismäßig klein. Die ventralen Platten liegen dicht beieinander, nur in der Mitte umschließen sie eine etwas größere Öffnung, die ursprünglich wohl knorpelig ausgefüllt war (Abb. 7c). Das Pubis ist eine gerundete Platte, ventral leicht gewölbt, geringfügig breiter als lang und wie bei Placodus mit einem ausgeprägten Obturator-Foramen am lateralen Hinterende zum Ilium hin. Das Ischium ist nach vorne hin plattenförmig gerundet und nach caudal an beiden Seiten stark eingebuchtet, so daß ein stielförmig verlängerter Fortsatz in der Mitte stehenbleibt (s. auch Kap. III.5.4.). Das Ilium erinnert sehr an das von Placodus; es ist ebenfalls klein und an seiner Distalseite leicht nach hinten verlängert. Die acetabuläre Fläche ist vertieft.

III.2.4. Schultergürtel

Der gesamte Schultergürtel liegt - anders als bei den Schildkröten - außerhalb des Rippenkorbes und bildet einen stabilen Bogen um die Halsöffnung im Panzer (Abb. 7b). Gleichfalls im Gegensatz zu den Schildkröten werden keine dermalen Schultergürtel-Elemente (= Teil des ererbten Dermalskeletts) in den Panzer (= neu erworbenes Dermalskelett) eingebaut. Scapula und Clavicula sind kräftige senkrechte Stäbe, die parallel nebeneinander stehend eine feste Stütze für den Dorsalpanzer bilden. Ventral werden sie in der Mitte durch die kurze stabförmige Interclavicula verbunden. Die Clavikeln verdicken sich ventral und bilden jeweils einen Fortsatz nach vorn aus, der auf beiden Seiten des Halsausschnittes von zwei "Vorderhörnern" des Bauchpanzers unterlagert wird und mit diesen verschmilzt. Diese Verlängerungen bieten eventuell auch Ansatzfläche für die Scalarmuskeln, die vom Hinterhaupt zum Schultergürtel ziehen und der Lateralflexion des Halses dienen.

Auch die Scapulae werden in ihrem ventralen Anteil am stärksten. Ihr dorsaler ossifizierter Anteil endet ein wenig unterhalb des Dorsalpanzers. Ihre distale Oberfläche ist aufgerauht, so daß man annehmen kann, daß hier ursprünglich entweder Knorpel oder Bänder ansetzten, die den Kontakt mit dem Dorsalpanzer aufnahmen. Das Caracoid ist nur bei Ex. II zugänglich (Abb. 7a). Das vollständig erhaltene Coracoid war nicht mit dem Panzer verwachsen, sondern frei aufgehängt und ist daher postmortal etwas nach hinten verschoben worden. F.v.HUENE (1936, S. 117, Fig. 15b) spricht von einem fast quadratischen Element. Das Coracoid erscheint jedoch in seiner Gestalt fast rund und erinnert somit sehr an Placodus. Auf der Vorderseite, medial neben dem Gelenkanteil des Oberarms zeigt das Coracoid eine deutliche Inzisur, das Foramen supracoracoideum. Lateral neben diesem ist eine deutliche Kontaktfläche sichtbar. F.v. HUENE (1936) deutete diese als Gelenkfläche des Coracoids mit dem Humerus einerseits (auf der inneren Seite) sowie mit der Scapula andererseits (auf dem äußeren Anteil). Sicher ist, daß in diesem Bereich der Anteil des Coracoids an der Glenoidfossa lag, die bei Henodus nicht seitlich am Körper liegt, sondern anterior. Ob allerdings eine "Gelenkfläche" zwischen Coracoid und Scapula in diesem Sinne existierte, erscheint fraglich, vor allem, wenn man zum Vergleich den Schultergürtel von Placodus heranzieht.

III.2.5. Wirbelsäule

Sämtliche Wirbel von Henodus sind amphicoel. Die 6 Halswirbel liegen frei, 13 Rückenwirbel unter dem Panzer; der 14. Rückenwirbel, die 3 Sacralwirbel und die zahlreichen Schwanzwirbel sind wieder frei zugänglich.

III.2.5.1. Halswirbel

Die Halswirbel sind länglich, in der Mitte leicht eingezogen und ventral leicht gekielt (Abb. 7e). Die Dornfortsätze sind reduziert auf niedrige, kurze und scharfe Kämme. Die Zygapophysen sind außerordentlich stark entwickelt, vor allem die in der Horizontalen stark divergierenden Postzygapophysen. Sämtliche Zygapophysen erstrecken sich in der Horizontalebene, doch ihre Facetten artikulieren schräg aufeinander. Diese Gelenkung verleiht dem Hals von Henodus eine sehr gute vertikale Beweglichkeit, schränkt die laterale hingegen ein. Die Abstände zwischen den einzelnen Centra sind groß, entsprechen aber dem ursprünglichen Zustand, da die Zygapophysen in situ korrekt artikuliert sind. Diese Lücken waren beim lebenden Tier durch knor-

pelige Intervertebralscheiben ausgefüllt, die dem Hals eine zusätzliche Flexibilität verliehen. Sämtliche Halswirbel tragen zweiköpfige kurze und kräftige Rippen. Seitlich von den Wirbeln liegen länglich-pyramidale Dermalverknöcherungen.

III.2.5.2. Rumpfwirbel

Die Centra der praesacralen Rumpfwirbel sind auffallend hoch, schmal und ventral kielförmig zugespitzt. Sie sitzen so dicht aufeinander, daß sie wie verschmolzen erscheinen, jedoch ist die Trennfuge zwischen den einzelnen Centra noch deutlich erkennbar. Die Dornfortsätze sind sehr niedrig und stumpf, auf jedem einzelnen liegt eine mediale Platte des Dorsalpanzers, der aber nicht mit den Wirbeln verwachsen ist. Die Zygapophysen sind nicht sehr kräftig. Sie erstrecken sich in der Horizontalebene; die Gestalt der Facetten ist nicht genau erkennbar, vermutlich sind sie flach. Die Neuralbögen tragen außerordentlich kräftige, lange einköpfige Rippen, die an sehr langen Querfortsätzen sitzen. Die Rippen verbreitern sich distal sehr stark, um den Panzer zu stützen, mit dem sie durch Bänder verbunden waren. Wir haben hier Ähnlichkeiten mit den abgeflachten Rippen der Meeres-Schildkröten. Die beiden letzten Präsacralwirbel tragen keine Rippen, besitzen aber noch ihre langen Querfortsätze. Die 3 Sacralwirbel tragen kürzere Rippen, die Querfortsätze sind sehr kurz. Dorsal sind die Sacralwirbel mit jeweils einer kräftigen Panzerplatte bedeckt. Die Facetten der Sacralrippen zum Kontakt am Ilium sind kräftig - vor allem die der stark rückwärts gebogenen 1. Sacralrippe.

III.2.5.3. Schwanzwirbel

Die Centra der Schwanzwirbel sind niedriger und länger als die der Rückenwirbel und stärker seitlich eingezogen, sie ähneln den Centra der Halswirbel. Im Querschnitt sind sie oval und ventral kielförmig verschmälert. Bei Ex. II sind die ersten 4 Schwanzwirbel noch von Panzerplatten bedeckt, auf jedem Wirbel liegt eine Platte. Etwa vom 5. Schwanzwirbel an nehmen die Dornfortsätze plötzlich an Höhe zu, so daß der Neuralbogen die Höhe des Centrums übertrifft. Der Dornfortsatz sitzt auf dem Hinterende des Centrums. Der Ansatz der Schwanzrippe ist auf das Centrum gewandert - wie bei Placodus - und nimmt nahezu die gesamte Länge des Centrums ein. Die Präzygapophysen sind verhältnismäßig lang, die Postzygapophysen wesentlich kürzer (Abb. 7d). Die Zygapophysen erstrecken sich fast horizontal mit flachen Facetten, wodurch

eine gute laterale Beweglichkeit gewährleistet wird. Hämapophysen sind etwa bis zum 12. Schwanzwirbel in situ zu verfolgen. Es sind recht kurze, kräftige Stäbe (die längste mißt 2.5 cm). Sie sitzen am Hinterrand der Centra und waren nicht mit diesen verwachsen. Vereinzelte Schwanzrippen - separat zu finden - sind relativ kurz und kräftig. Auffällig ist, daß die Neuralbögen der Schwanzwirbel nicht mit den Wirbelcentra verwachsen sind.
Nach der Größe der hintersten fossil überlieferten Schwanzwirbel zu urteilen, war der Schwanz ursprünglich annähernd so lang wie der Panzer.

III.2.6 Dermaler Panzer

Henodus hat einen schildkrötenähnlichen Panzer (Abb. 1). Dieser Panzer hat eine ungewöhnliche Form: Er ist breiter als lang und besitzt seitliche flügelartige Ausbuchtungen. Auf der Vorderseite sind Aussparungen für Hals und Vorderextremitäten; die Hals-Inzisur ist schmal und hoch, die Öffnungen für die Arme relativ klein. Der caudale Ausschnitt ist tief, breit und seitlich weit nach hinten ausladend, wobei das gesamte Becken sowie die Hinterextremitäten unbedeckt bleiben.
Der Dorsalpanzer besteht analog zu den Schildkröten aus thekalen und epithekalen Elementen: Er wird von ca. 18 Längsreihen von Osteodermen gebildet, die von Hornschildern überlagert wurden (REIFF 1942). Im fossilen Erhaltungszustand ist der zentrale Bereich des Rückenpanzers bei allen Exemplaren eingemuldet, war aber ursprünglich wahrscheinlich leicht konvex. An den Seitenrändern knickt der Panzer in nahezu rechtem Winkel nach ventral ab und ist in diesem Bereich verstärkt.
Schultergürtel und die Wirbel sind nicht wie bei den Schildkröten mit dem Panzer verwachsen, auch die Gastralia liegen frei; nur entlang der Wirbelsäule und im Bereich des lateralen dorsalen Panzerknicks bestand eine feste (ligamentöse) Verbindung (nach F. v. HUENE, 1936, S. 112 ff.).
Der Gastralrippenkorb besteht im zentralen Bereich aus langgestreckten, transversalen Knochenspangen und randlich je 2 diese umschließende Rippen. Auf jede Dorsalrippe kommen 2 Gastralrippen.
Der massive Dorsalpanzer setzt sich auf die Ränder der Bauchseite hin fort. Die Ventralseite des Tieres war vermutlich mit einer dicken ledrigen Haut bedeckt, in der sehr dünne gegeneinander bewegliche Dermalossifikationen lagen. Daher drückte sich bei der Kompression durch die auflagernden Sedimente der Gastralrippenkorb durch.

Die ersten 4 Schwanzwirbel bei Exemplar II sind jeweils von einer massiven Panzerplatte bedeckt. Die Platten liegen dachziegelartig übereinander. Wenn auch eine dermale Ossifikation auf der Dorsalseite im hinteren Schwanzbereich auch nicht mit Sicherheit nachzuweisen ist, so sind doch mehrfach ventrale und laterale Dermalossifikationen vorhanden: Es handelt sich dabei um plattige, fünfeckige Osteoderme, die wechselweise mit ihren Spitzen ineinandergreifen und somit gegeneinander beweglich waren. Die kräftigen Panzerplatten über den ersten Schwanzwirbeln wurden nach hinten hin vermutlich durch vereinzelte Ossifikationen, die vielleicht lose in der ledrigen Haut lagen, abgelöst. Weitere dermale Ossifikationen finden sich auf dem Kopf in Form von Skulpturen auf der Schädeloberseite, am Hals in Form von einzeln gestreuten Knochenplättchen sowie vereinzelt an den Extremitäten (F. v. HUENE, 1938, S. 111, Abb. 4b).

III.3. Henodus - eine Schildkröte?

In allen bisherigen zeichnerischen Rekonstruktionen (z.B. SPINAR & BURIAN 1978 sowie POUGH, 1979, S. 411, Abb. 13-6b) wurde Henodus als modifizierte Schildkröte dargestellt; in GRZIMEK's Tierleben (KUHN 1980: Kriechtiere) sogar wie eine Meeresschildkröte mit Vorderflossen - aufgrund der großen Übereinstimmung der äußeren Gestalt von Henodus und den Schildkröten eine verständliche Auffassung.
JAEKEL (1907) führt die Schildkröten und die Placodontier auf einen gemeinsamen Typus landbewohnender Reptilien zurück. Als Gründe dafür nennt er u.a. die Rumpfpanzerbildung, die numerische Reduktion der Zähne sowie den Schädelbau (s. auch BROOM 1924, S. 53-55). Als Henodus im Gipskeuper (= tieferer mittl. Keuper) erscheint, existieren noch keine echten Schildkröten; Proganochelys taucht erst im Stubensandstein auf, Triassochelys im Knollenmergel (beide höherer mittl. Keuper). Die gepanzerten Placodontiergattungen hingegen existieren bereits seit dem Muschelkalk und enden mit dem Rät.
Trotz vieler Gemeinsamkeiten beider Ordnungen wird sich bei der näheren Untersuchung herausstellen, daß hier eine Parallelentwicklung vorliegt, also keine Verwandtschaft in Form eines direkten gemeinsamen Vorfahren oder einer Abstammung voneinander. Allerdings wäre z. B. ein ähnliches Bauprinzip der Panzerung bei Henodus und den noch unbekannten Schildkröten-Vorfahren denkbar: Trotz eines hochentwickelten Panzerbaus werden bei Henodus (noch?) keine Schultergürtelelemente und Wirbel in den Panzer einbezogen.
Der Vergleich mit den rezenten Schildkröten ist auch insofern notwendig, als Spezialisationen im Skelett im Zusammenhang mit der Lebensweise des Tieres nur so erkannt werden können. Zum Vergleich mit Henodus wurde die südamerikanische Schnappschildkröte Chelydra serpentina herangezogen. Sie ist Henodus von der Größe her vergleichbar, ebenfalls ein Süßwasserbewohner und zeichnet sich durch einen langen Schwanz aus (ca. 3/4 der Panzerlänge).

III.4. Vergleich Henodus/Chelydra serpentina

Bei dem morphologisch-osteologischen Vergleich liegt der Schwerpunkt der Untersuchung auf der Funktion des Schwanzes und der damit zusammenhängenden Beweglichkeit von Sacralbereich und Becken.

III.4.1 Chelydra serpentina

Wie bei allen Schildkröten sind bei Chelydra die Dornfortsätze der Rückenwirbel sowie die Rumpfrippen mit dem Dorsalpanzer verschmolzen. Der vorletzte Rumpfwirbel bildet noch eine Einheit mit dem Dorsalpanzer und ist fest mit dem vorhergehenden Wirbel verbunden; der distale Teil seiner Rippen ist ebenfalls noch mit dem Panzer verschmolzen, doch seine Postzygapophysen gelenken beweglich mit dem letzten präsacralen Rumpfwirbel. Dieser ist hochspezialisiert auf freie Beweglichkeit: Er trägt keine Rippen, hat ein auffallend kurzes Centrum (etwa 1/2 mal so lang wie das des vorhergehenden Wirbels) und einen verhältnismäßig hohen Dornfortsatz, der nicht mit dem Panzer verwachsen ist. Mit dem 1. Sacralwirbel hat er eine bewegliche Zygapophysen-Gelenkung, so daß er gegen die beiden ihn begrenzenden Rumpfwirbel beweglich ist. Die Zygapophysen stehen leicht schräg aufwärts, so daß eine Torsion ausgeschlossen ist.
Die beiden Sacralwirbel liegen ebenfalls frei unter dem Panzer, ihre Centra sind aber miteinander und mit dem Centrum des 1. Schwanzwirbels verschmolzen. Die Sacralrippen konvergieren distal zueinander und verschmelzen mit dem Ilium. Dieses ist nicht mit dem Panzer verwachsen, sondern mit kräftigen Bändern an diesem befestigt. Dadurch bekommt die gesamte Sacralregion eine gute Flexibilität. Die Schwanzrippen sind kurz, sie sind nur bis zum 12. Wirbel zu verfolgen. Die Schwanzwirbelcentra sind länglich und tragen niedrige Dornfortsätze. Diese sitzen am hintersten Ende des Centrums und sind leicht nach caudal gebogen. Die Dornfortsätze setzen sich bis zum 16. Schwanzwirbel hin fort. Leider ist der hinterste Schwanzteil an dem untersuchten Exemplar nicht erhalten, doch werden nicht mehr viele Wirbel fehlen. Die Hämapophysen sind kurz und sitzen am hintersten Ende des Centrums. Sie sind nach hinten hakenförmig gebogen und enden mit dem 15. Wirbel. Die Zygapophysen der Schwanzwirbel divergieren nicht stark, sind aber sehr kräftig und haben große, flache Facetten, die fast vertikal aufeinander gelenken. Damit ist die laterale Beweglichkeit des Schwanzes stark ein-

geschränkt, die vertikale dagegen ungehindert. Der lange Schwanz wird von Chelydra nicht - wie man zunächst vermuten könnte - zur Fortbewegung im Wasser eingesetzt: Chelydra ist kein Schwimmer, sondern läuft - wie bei der Fortbewegung auf dem Lande - auf ihren Extremitäten auch unter Wasser ("bottom-walking" nach ZUG 1971). Diese Schildkröte ist ein "Lauerräuber". Sie verharrt meist regungslos auf dem Grunde des Gewässers, bis die ahnungslose Beute vorbeischwimmt und geschnappt wird. Wozu aber dient der lange Schwanz?

a) Er wird zur Fortpflanzung eingesetzt (mündl. Mittlg. E. FREY/Tübingen), wobei der Schwanz des Männchens unter den Schwanz des Weibchens gebogen wird. Der Schwanz des Männchens wird dabei tordiert - verständlich daher die spezielle Stellung der Zygapophysen der Schwanzwirbel.

b) Die Jungtiere haben einen relativ großen Kopf im Verhältnis zum übrigen Körper - es ist daher denkbar, daß der Schwanz im juvenilen Stadium als Gegengewicht fungiert.

c) Diese Funktion ist eventuell auch übertragbar auf das Adult-Stadium: Das Jagdrevier von Chelydra ist nicht selten ein vegetationsreiches Gewässer mit sehr unebenem Untergrund (mündl. Mittlg. R. MARLOW/Tübingen): Schnappt die Schildkröte nach ihrer Beute, schnellt ihr Kopf nach vorn. Damit sie dabei das Gleichgewicht halten kann, könnte der Schwanz als Gegengewicht dienen.

III.4.2 Henodus

Die präsacralen Rumpfwirbel von Henodus sind zwar nicht mit dem Dorsalpanzer verwachsen, doch durch die feste (ligamentöse) Verbindung der Wirbel und distalen Rippenenden (HUENE, 1936) mit diesem war die Beweglichkeit der Wirbelsäule erheblich eingeschränkt. Zudem verbleibt über den niedrigen Dornfortsätzen kaum noch Platz für epaxonische Rumpfmuskulatur. In ihrer fossilen Erhaltung erscheinen die dicht aufeinandersitzenden Centra wie miteinander verschmolzen, doch die Trenn-Naht zwischen den einzelnen Centra ist deutlich zu erkennen. Platz für knorpelige Zwischenwirbelscheiben, die der Wirbelsäule Flexibilität hätten verleihen können, war jedoch kaum vorhanden. Eine "Eigenbewegung" der Wirbelsäule - wie REIFF (1942) sie in Form einer "Schlängelbewegung" annahm - erscheint mir ausgeschlossen.
In der Sammlung des Zoologischen Instituts in Jerusalem hatte ich Gelegenheit, Teile der Rumpfwirbelsäule nicht näher bestimmbarer gepanzer-

ter Placodontier zu studieren (Abb. 6 f). Bei diesen sind die Wirbelcentra vollständig miteinander verschmolzen, nur zwischen den Zygapophysen besteht noch eine Trennfuge. Die langen Transversalfortsätze ragen steil nach oben und verflachen an ihrem Dorsalende, dort, wo der Panzer aufliegt. Die Verschmelzung der Rumpfwirbelcentra hängt vermutlich mit der zunehmenden Bewegungseinschränkung der Wirbelsäule bei der Entwicklung der Panzerung zusammen.
Die Dornfortsätze der 3 Sacralwirbel von Henodus bleiben noch niedrig, denn ihnen lagert dorsal jeweils eine Panzerplatte auf. Sie liegen aber - wie auch der ebenfalls gepanzerte letzte präsacrale Rumpfwirbel - außerhalb des eigentlichen Panzers. Die Sacralrippen sind kurz, verbreitern sich aber distal stark und haben dadurch breitflächigen Kontakt mit dem Ilium, mit dem sie aber nicht verschmolzen sind.
Die ersten vier Schwanzwirbel sind dorsal ebenfalls noch mit je einer kräftigen Panzerplatte bedeckt. Die Platten liegen dachziegelartig übereinander; die Beweglichkeit dieser Region scheint dennoch eingeschränkt gewesen zu sein: An den Krokodilen, deren Schwanzbasis eine starke Panzerung aufweist, kann man studieren, daß die Beweglichkeit des Schwanzes dadurch beeinträchtigt wird: Durch die Steifheit der Schwanzbasis wird der Schwimmvortrieb auf den hinteren Schwanzbereich verlegt (mündl. Mittlg. E. FREY/Tübingen).
Die der gepanzerten Schwanzbasis bei Henodus folgenden Wirbel liegen frei zugänglich; die Dornfortsätze sind hoch - etwa so hoch wie das Wirbelcentrum - , daher kann sich die dorsale Schwanzmuskulatur gut entwickeln. Hämapophysen und Schwanzrippen sind kurz, daher steht die ventrale Schwanzmuskulatur hinter der dorsalen zurück. Die Wirbelcentra sind relativ lang und verleihen dem Schwanz dadurch eine gute Stabilität. Die seitliche Einziehung der Centra könnte auf eine laterale Abflachung des Schwanzes hinweisen. Eine gute seitliche Flexibilität des Schwanzes kommt durch die Stellung der Zygapophysen zustande, die sich in ihrer Erstreckung der Horizontalebene nähern und mit flachen Facetten artikulieren, sowie durch die relativ großen Abstände der einzelnen Wirbelcentra, die Platz für die knorpeligen Zwischenwirbelscheiben lassen. Inwieweit sich die dorsale Panzerung über den Schwanz hin fortsetzt, ist nicht rekonstruierbar; die hohen Dornfortsätze sprechen dagegen. Eine laterale und ventrale Dermal-Panzerung ist jedoch nachweisbar: Die fünfseitigen Ossifikationen greifen jeweils mit ihren Spitzen wechselweise ineinander, so daß sie gegeneinander verschiebbar sind. Die letzten beiden Präsacralwirbel tragen keine Rippen und sind daher beweglicher als die vorhergehenden Rumpfwirbel. Die langen

Querfortsätze sind aber noch vorhanden. Bei Exemplar I sind die Zygapophysen zwischen dem 1. und 2. Sacralwirbel zu erkennen: Die Postzygapophysen des 1. Sacralwirbels sind sehr kurz, die Präzygapophysen des 2. Wirbels lang. Die Facetten sind nicht deutlich sichbar, vermutlich lagen sie horizontal. Auch die Abstände zwischen den Wirbelcentra sind hier deutlich größer geworden. Die Beweglichkeit der Becken- und Sacralregion ging bei Henodus demnach - ähnlich wie bei Chelydra - vom Sacralbereich bzw. vom letzten präsacralen Rumpfwirbel aus.
Nun erhebt sich die Frage, wozu die erhöhte Beweglichkeit der caudalen Region - im Gegensatz zum Rumpf - Henodus dient. Naheliegend ist der Gedanke an eine Lokomotionsweise mit dem Schwanz als Hauptantriebsorgan. Das Beispiel Chelydra zeigt jedoch, daß ein langer Schwanz nicht gleichbedeutend mit Lokomotion sein muß. Welche Lokomotionsarten für Henodus zutreffen könnten, soll im folgenden Kapitel diskutiert werden.

III.5. Lokomotionsmodelle

Am Beispiel von Chelydra haben wir gesehen, daß ein langer Schwanz nicht unbedingt mit einer Schwanzlokomotion gekoppelt sein muß. Zu Beginn der Rekonstruktion möglicher Lokomotionsmechanismen von Henodus ist zu klären, ob er ein Schwimmer war.
Im Gegensatz zu den übrigen uns bekannten Placodontieren war Henodus kein marines Reptil, sondern ein Süßwasserbewohner. Er lebte in einer erdgeschichtlichen Zeit, die durch Meeresregressionen im Germanischen Becken und zunehmende Ausdehnung von Trockengebieten gekennzeichnet war. Die zurückbleibenden brackischen Seen süßten allmählich aus und boten neuen Lebensraum für viele Arten von Süßwasserbewohnern. Zusammen mit den Henodus-Skeletten wurden Estherien, Muscheln, Schnecken und Fische gefunden.
Für ein semiaquatisch lebendes Tier ist eine Schwimmlokomotion nur dann sinnvoll, wenn weite Strecken zurückgelegt werden müssen oder wenn das Tier auf rasche Fortbewegung angewiesen ist.
Vom Lebensraum her ist für Henodus bereits eine Beschränkung auf bestimmte Lokomotionsarten gegeben: Er hatte keine größeren Strecken im Wasser zurückzulegen, denn die Größe der Seen und Tümpel war beschränkt.
Bisher sind uns keine potentiellen Feinde von Henodus bekannt - vermutlich war er daher auch nicht gezwungen, sich durch rasche Flucht etwaigen Verfolgern zu entziehen. Daher soll versucht werden, anhand des Skelettes und der teilweise rekonstruierten Muskulatur zu belegen, daß Henodus kein Schwimmer war.

III.5.1 Morphologie

Die Verflachung des Panzers ist eine Anpassung an die semiaquatische Lebensweise und ist auch bei den meisten wasserlebenden Schildkröten zu beobachten. Die flache Gestalt, die kräftige dorsale Panzerung mit den weit ausgezogenen Seitenteilen und die schwache ventrale Panzerung lassen auf eine bodenbezogene Lebensweise schließen.
F. v. HUENE (1936) sah in den seitlichen "Flügeln" des Dorsalpanzers eine zusätzliche Funktion für die Stabilität beim Schwimmen und für eine "stärkere horizontale Führung". Meiner Ansicht nach spricht die gesamte Gestalt von Henodus gegen einen aktiven Schwimmer:
Der flache Körper mit den weit ausgezogenen Seitenteilen und den kleinen Extremitäten bietet zwar nur geringen Wasserwiderstand, erschwert jedoch zugleich auch das Einhalten des Gleichgewichtes:
Einerseits sind die Extremitäten viel zu klein, umd während des Schwimmens

auszutarieren, andererseits setzen sie nicht seitlich am Körper an, sondern vorn neben der Halsöffnung und hinten zwischen den ausgezogenen Seitenteilen des Dorsalpanzers. REIFF (1942): "Die Vorderextremitäten... sind also weniger Lokomotionsorgan wie bei den Schildkröten, als vielmehr Stabilitätsorgan beim Schwimmen." Angenommen, das Tier kippte während des - fiktiven - Schwimmvorganges um, es wäre nicht fähig, sich wieder auf die Bauchseite zurückzudrehen. Diese Situation wäre für Henodus - schon durch das Darbieten der weniger geschützten Bauchseite - tragisch.

III.5.2. Extremitäten

F. v. HUENE (1936) leitet aus der Tatsache, daß der Unterarm nur halb so lang ist wie der Oberarm, die Vorstellung von einer Schwimmextremität ab und sprach von "Ruderfüßen": "Die Extremitäten haben große proximale Gelenköpfe, besonders die Schulter hat ein Kugelgelenk von sehr großem Bewegungsumfang, sogar steil aufwärts. Die Extremitäten sind so gebaut, daß sie sich sowohl als Schwimmfüße ("flippers") wie auch zur Fortbewegung auf dem Lande eignen" (HUENE, 1936, S. 127).
Ich habe bereits bei der Besprechung von Placodus dargelegt, welche Anforderungen an eine Schwimmextremität gestellt werden und welche osteologischen Veränderungen im Zusammenhang damit auftreten. Um noch einmal zurückzugreifen: Bei vielen aquatisch spezialisierten Reptilien mit paraxialem Antrieb - wie Nothosauriern (SANZ 1980) und Plesiosauriern - verlängert sich das Coracoid, um die Muskeln, die für die Aktion der vorderen Schwimmextremität ausschlaggebend sind, eine günstigere Ausgangslage zu verschaffen, ohne daß ihr Ursprung in caudale Richtung verschoben wird. Dadurch sind auch die betreffenden Muskeln länger als die der landbewohnenden Tiere (SZALAI 1932). Außerdem tendieren die Coracoide zu einem medianen Zusammenschluß, um dem auf sie ausgeübten Druck durch die Schwimmextremität zu widerstehen. Das Coracoid von Henodus (Abb. 7a) ist jedoch - wie bei Placodus - eine kreisförmige Platte. Der halbkugelige Gelenkkopf des Humerus zeugt zwar von einem großen Aktionsradius, doch ist durch den Dorsalpanzer in der Vertikalen eine Einschränkung des Bewegungsradius gegeben, zumal der Gelenkkopf innerhalb des Panzers liegt. Außerdem bietet das vorne und tief gelegene Schultergelenk eine äußerst ungünstige Ausgangslage für eine mögliche Ruderbewegung der Vorderextremität: der "Ruderschlag" würde nicht wie bei den marinen Schildkröten seitwärts-rückwärts, sondern vielmehr seitwärts-abwärts geführt, eine äußerst uneffektive Schwimmbewegung, die einem Wassertreten nahekäme. Zwar ist bei Henodus der kurze Unterarm recht breit, doch die für

paraxial schwimmende marine fossile Reptilien so typische Verlängerung und Vermehrung der Phalangen trifft bei ihm nicht zu. Die Hand von Exemplar IV (Abb. 6 b) mit ihren länglichen freien Fingern erinnert an die von rezenten Sumpfschildkröten (diese haben allerdings etwas längere Phalangen). Die Extremitäten von Henodus haben noch nicht den Charakter einer Landextremität verloren; sie sind allerdings auffallend schwach im Verhältnis zu Größe und Gewicht des Körpers. Im allgemeinen werden Extremitäten, die an Bedeutung für die Fortbewegung verlieren, reduziert und ihre Funktion auf ein anderes Organ übertragen. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man daher annehmen, daß dieser Fall für Henodus zutrifft und der lange kräftige Schwanz die Lokomotionsfunktion der Extremitäten übernommen hat.

III.5.3. Schwanz und Sacrum

Becken und Schwanz von Henodus liegen frei hinter dem Panzerrand. F. v. HUENE (1958) vermutete vor dem Sacrum ein "Gelenk", das die Vertikalsteuerung bei der Schwimmlokomotion ausgeführt haben soll, während die Vorderfüße als Ruder eingesetzt wurden. Ein "Gelenk" in diesem Sinne wurde bereits in Kap. III.4.1. bei Chelydra vorgestellt, doch ist bei dieser die caudale Region durch Sacrum und Ilium flexibel am Panzer aufgehängt. Bei Henodus liegt bereits der letzte präsacrale Rumpfwirbel außerhalb des Panzers. Träfe von HUENE's Annahme zu, wo war dann die Aufhängung für Becken und Schwanz? Bei einer Steuerfunktion des Schwanzes sowie bei einer Schwanzlokomotion muß eine sehr starke muskulöse Verspannung für die Beckenregion existiert haben. Diese findet allerdings keinen Platz - weder unter dem Panzer noch im Bereich der Schwanzbasis, wo die niedrigen Dornfortsätze keinen Ansatz für eine kräftige Muskulatur bieten. Eine gewisse Stabilität der basalen Schwanzregion war wohl nur durch die dorsalen, sich dachziegelartig überlagernden Panzerplatten gegeben. Die Entwicklung einer ausgeprägten dorsalen Schwanzmuskulatur ist erst ab dem 5. Schwanzwirbel möglich, also hinter der Schwanzbasis, dort, wo die höheren Dornfortsätze den Muskeln Ansatz gewähren.

III.5.4 Caudalmuskulatur

Der ursprüngliche interne Trochanter der Reptilien bietet denjenigen Muskeln Ansatz, die das Femur einwärts zum Becken und rückwärts zum Schwanz ziehen (GREGORY & CAMP 1918). Außerdem ist der interne Tro-

chanter der (modernen) Reptilien nach HOWELL (1941) mit tiefen Gluteal-Elementen verbunden. Eine Schwanzlokomotion erfordert eine kräftige Caudalmuskulatur zwischen Oberschenkel und Schwanz. Bei den Schildkröten, bei denen der Schwanz keine Lokomotionsfunktion hat, wandert die tiefe Caudalmasse auf das Becken und die Wirbelsäule aus, so daß sich der Schwanz während des Laufens nicht mehr mit den Hinterextremitäten mitbewegt (HAINES 1935). Bei Henodus befindet sich im Bereich des internen Trochanters eine Leiste (Abb. 6c). Dies läßt vermuten, daß es sich hier um einen fleischigen Ansatz des M. caudi-femoralis (der wichtigste Schwanzlokomotor) handelt - im Gegensatz zum sehnigen Ansatz am internen Trochanter bei Placodus. Durch die breite Basis des Muskelansatzes am Femur von Henodus wird die Hauptaktion des M. caudi-femoralis auf den Oberschenkel verlegt. Die Kraft des Muskels - die ja durch seine Dicke, d.h., die Größe seines Querschnittes bestimmt wird - konzentriert sich auf das Femur und nicht auf den Schwanz. Dadurch erhält der M. caudi-femoralis eine Einfachfunktion als Rückwärtszieher des Oberschenkels, um den schweren gepanzerten Körper am Boden vorwärtszuschieben. Der M. puboischio-femoralis internus (vom Becken zum Oberschenkel) wirkt dabei als Antagonist des M. caudi-femoralis, denn er zieht das Femur nach vorn. Der Schwanz konnte Henodus zusätzlich auch als "Widerlager" für die kräftige Oberschenkelmuskulatur dienen. Der Stielfortsatz des Ischiums (Abb. 7c) ist insofern weder als Folge einer Reduktion noch als Verlängerung der Beckenplatte anzusehen, sondern vielmehr als Aussparung, um Platz für den breiten M. caudi-femoralis zu schaffen.
Der Funktionsverlust des Caudi-femoralis als Schwanzlokomotor zeigt, daß Henodus kein axialer Schwimmer war.

III.6. Die Lokomotion von Henodus

Im vorhergehenden Kapitel wurde dargelegt, daß weder der Schwanz den Lokomotionsantrieb liefert noch ein paraxialer Schwimmantrieb in Frage kommt, da die Gliedmaßen nicht auf eine aquatische Lebensweise spezialisiert sind. Da aber durch die Tragkraft des Wassers das Körpergewicht reduziert wird, reichen auch die recht schwachen Gliedmaßen von Henodus - zusammen mit einer günstig agierenden Muskulatur - für eine Fortbewegung im Sinne des Bodenlaufens unter Wasser ("bottom-walking" nach ZUG 1971) aus. Das Tier vollführt dabei die gleiche Fortbewegungsweise wie bei dem Laufen auf dem Lande. Bei Schildkröten sind in der Gruppe, deren paraxialer Vortrieb in der Vorderextremität liegt, die Vordergliedmaßen länger als die Hintergliedmaßen. Umgekehrtes gilt für die Gruppe, deren Vortrieb in der Hinterextremität liegt. In diese letzte Gruppe fallen auch die Bodenläufer unter den (semiaquatischen) Schildkröten. Es wird vermutet (ZANGERL 1953, zitiert in ZUG 1971), daß der Hinterantrieb die ursprüngliche aquatische Lokomotionsweise ist. Ordnungen, deren Antrieb in der Vorderextremität liegt, sind fähig, schneller und ausdauernder zu schwimmen.
Übertragen wir die Verhältnisse bei den Schildkröten auf Henodus, so müßte bei ihm die Schubkraft für das Bodenlaufen in der Hinterextremität gelegen haben, da sie kräftiger als die Vorderextremität ist. Schildkröten erreichen bei dieser Lokomitionsweise die Geschwindigkeit gemäßigten Rennens (ZUG 1971). Vermutlich hatte Henodus die gleiche diagonale Gangfolge wie eine terrestrische oder semiaquatische Schildkröte. Um einem Einsinken in den weichen Boden entgegenzuwirken, hatte er wahrscheinlich Schwimmhäute zwischen Fingern und Zehen.
Das Tier mußte die Fähigkeit zu terrestrischer Lokomotion beibehalten, um zur Eiablage an Land zu gehen. Hochbeiniges Gehen war bei diesem Reptil von vorn herein ausgeschlossen, zum einen durch das kleine Ilium und die schwachen Gliedmaßen, zum anderen durch die vermutete leichte Versteifung des Ellbogen- und Kniegelenkes (s. Kap. III.2.1. und III.2.2). Zum Hochstemmen des Körpers werden kräftige Adduktoren-Muskeln benötigt, die gleichzeitig die ventrale Verspannung sichern, d.h., ein Durchsinken des Körpers verhindern. Dazu zählen:

- Der M. pectoralis: Ein sehr wichtiger Retraktor und Adduktor des Humerus. Ansatz: Interclavicula, Sternum, sternale Rippenenden und Bauchwandmuskulatur.

- M. supracoracoideus: Primär Retraktor und Adduktor des Humerus, wahrscheinlich helfen seine vorderen Fasern beim Vorziehen der Gliedmaßen. Er verläuft vom ventralen Teil des Coracoids zum Humerus. Er sichert auch die ventrale Verspannung.

- M. coracobrachialis: Entspringt an der Ventralfläche des Coracoids und zieht zum Humerus. Retraktor des Armes, antevertiert ihn und fixiert die Scapula.

- Wichtig sind auch die Deltoid-Muskeln, die von dorsalen und vorderen Teilen des Gürtels zum proximalen vorderen Teil des Humerus verlaufen. Bei den Reptilien sind dies der M. deltoideus clavicularis vom Hinterrand der Clavicula entspringend - zum Vorziehen des Armes- und der M. dorsalis scapulae von der Scapula entspringend und als Abduktor des Armes agierend.

Das Coracoid von Henodus ist groß (Abb. 7 a), es gleicht dem von Placodus und bietet ausreichende Ursprungsfläche für die Muskulatur des Oberarmes. Durch die tiefere und vorgezogene Lage des Schultergelenkes bekommt die Adduktorenmuskulatur, die vom Coracoid entspringt, eine Doppelfunktion als Adduktor und Retraktor, d.h., bei Kontraktion der Muskeln wird der Arm nach unten und gleichzeitig nach hinten gezogen und hebt so den Körper vom Boden. Je kürzer der Humerus ist, desto besser die Hebelwirkung, denn der Muskel setzt sehr nahe am Aktionspunkt an. Die kräftige Gestaltung des Schultergürtels ist insofern notwendig, denn durch die schwachen Extremitäten-Gelenke geht die Hebung des Körpers vorwiegend über den Schultergürtel, der damit einem starken Zug ausgesetzt ist.
G. Pinna (1982) stellt erstmalig ein fast vollständiges Skelett eines gepanzerten Placodontiers aus dem Nor der lombardischen Trias vor. Bisher waren nur Schädel- und Panzerreste bekannt. Es handelt sich um Psephoderma cfr. alpinum MEYER 1858. Eine Beschreibung liegt leider nicht vor, doch aufgrund einer Photographie des Skelettes lassen sich folgende Aussagen machen: Gemeinsam mit Henodus ist Psephoderma die massive dorsale Rumpfpanzerung, die auf der Ventralseite zurücktritt. Der Gastralrippenkorb ist wie bei Henodus deutlich ausgeprägt. Nur die Form des Panzers ist unterschiedlich: Psephoderma trägt einen länglich-ovalen Panzer, der an den der rezenten Meeresschildkröten erinnert. Die Armausschnitte liegen wie bei Henodus vorne, direkt neben dem Halsausschnitt, die Panzerausschnitte für die Hinterextremitäten ebenfalls nicht seit-

lich, sondern an der Hinterseite des Panzers. Das Becken von Psephoderma liegt jedoch anscheinend noch unter dem Panzer. Von der Vorderextremität ist ein Teil des Humerus zu erkennen; er erscheint kurz und gedrungen, ähnlich dem von Henodus. Aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit zu Henodus ist die Hinterextremität als Landextremität zu interpretieren. Der Schwanz scheint ursprünglich lang gewesen zu sein; die Dornfortsätze sind hoch. Die Fazies spricht für ein aquatisches Reptil, die Ausbildung des Schwanzes steht nicht in Widerspruch zu einer axialen Lokomotion. Da weder Unterarm noch Hand überliefert sind, ist keine Aussage darüber zu treffen, ob Psephoderma Flossen - wie die Meeresschildkröten - trug. Der lange Schwanz mit den hohen Dornfortsätzen scheint eine ausgeprägte dorsale Muskulatur gehabt zu haben. Vielleicht handelt es sich bei diesem Tier um einen weiteren Placodontier mit Schwanzlokomotion.

III.7. Atmung

Der Hals von Henodus ist vorwiegend auf Vertikalbewegung eingerichtet. Der im Halsbereich hohe Panzer mit weit ausgeschnittener Öffnung gewährte einen großen Aktionsradius (Abb. 7 b). Augen- und Nasenöffnungen liegen auf der Schädeloberseite direkt hinter der Schnauze (Abb. 8), so daß das Tier im flachen Wasser nur den vorderen Teil seines Kopfes - wie einen Schnorchel - zum Atmen an die Wasseroberfläche heben mußte. Dabei konnte Henodus - ohne vollständig aufzutauchen - gleichzeitig die Umgebung über der Wasseroberfläche im Auge behalten, ohne selbst gesehen zu werden. Die Lungen des Tieres lagen vermutlich wie bei den Schildkröten direkt unter dem Dorsalpanzer; durch die hohen Rumpfwirbelcentra wird ein großer Innenraum zwischen Dorsal- und Ventralpanzer geschaffen. Welche Atemtechnik aber bietet sich für Henodus an, wenn er in tieferem Wasser für längere Zeit untergetaucht bleibt und welche Mechanismen spielen dabei eine Rolle?

Atmen durch Bewegungen des Rippenkorbes ist für Henodus sowie auch für die Schildkröten ausgeschlossen, da der Panzer die Bewegung der Thoracalrippen unmöglich macht. Einige Schildkröten (Emys, Testudo) ventilieren mit Hilfe von Pumpbewegungen von Gürtelelementen und der Gliedmaßen (GANS & HUGHES 1967). Die Atemtechnik ist jedoch nicht auf Henodus übertragbar, da sein Schultergürtel starr konstruiert ist. Bei längerem Aufenthalt am Grunde tieferen Wassers ist das Atmen über die Schleimhäute mittels Aufnahme von Wasser (mündl. Mittlg. R. MARLOW/Tübingen) eine denkbare Methode.

Da die Ventilation durch Bewegungen der Gürtelelemente für Henodus auszuschließen ist, bleibt als annehmbare Lösung nur die Atmung mit Hilfe von Muskeln, die die Leibeshöhle umfassen - wie bei Chelydra (GAUNT & GANS 1969): Chelydra wendet eine Atemtechnik an, die ihr erlaubt, länger untergetaucht zu bleiben sowie - als Lauerräuber - unbeweglich zu verharren: Diese Schildkröte ersetzt die pumpenden Gliedmaßenbewegungen durch Muskelaktivitäten, die bei Kontraktion die Leibeshöhle zusammenpressen. Ferner teilt sie ihre Atmung in aktive und passive Phasen, wobei sie unter Wasser den hydrostatischen Druck und an Land die Schwerkraft nutzt: Ihr stark reduziertes Plastron ist zu klein, um an Land die Viscera zu unterstützen, daher nutzt sie das Gewicht der sich senkenden Eingewiede für die Muskelaktivität während des Einatmens - einhergehend mit Deformationen der Panzerschale. Bewegungen des Panzers, assoziiert mit der Atmung, gibt es ebenfalls bei Emys und den Meeresschildkröten, bei denen

Teile des Panzers knorpelig sind (GAUNT & GANS 1969). Überträgt man diese Atemtechnik auf Henodus, so erfordert sie auch bei ihm bewegliche Panzerelemente: Wie bereits erwähnt (Kap. III.2.6.), setzt sich der massive Dorsalpanzer bei Henodus nur auf die Ränder der Bauchseite hin fort. Die Verschiebbarkeit der ventralen Knochenplatten ermöglicht die Nachgiebigkeit der Ventralseite, die die Aktivität der Visceral-Muskulatur unterstützt.

Bei denjenigen Schildkröten, die dazu fähig sind, Kopf und Hals in den Panzer zurückzuziehen, entweicht dabei Luft aus der Lunge, um Platz zu schaffen. Diese Volumenänderung des Körpers beeinflußt die Fähigkeit zu sinken oder zu treiben - wichtig vor allem dann, wenn das Tier ohne großen Energieaufwand aus tieferem Wasser an die Oberfläche aufsteigen muß, um zu atmen (ZUG 1971). Henodus war jedoch nicht fähig, den Kopf in den Panzer zurückzuziehen, ebenso wenig wie die Gliedmaßen. Dies ist ersichtlich einerseits aus der Gestaltung der Halswirbel (keine auf Biegung spezialisierten Wirbel), andererseits ist die Panzeröffnung für den Schädel zu klein. Es ist anzunehmen, daß Henodus eine Chelydra vergleichbare Atemtechnik besaß, die es ihm ermöglichte, längere Zeit - ohne aufzutauchen und ohne sich durch Bewegungen zu verraten - auf dem Grunde tieferer Gewässer auszuharren.

III.8. Ernährung und Ökologie

Das Gebiß von Henodus ist nicht wie bei Placodus auf das Knacken von hartschaligen Organismen spezialisiert. Analog zu den Schildkröten wird die Bezahnung reduziert - bei Henodus auf je einen kleinen bohnenförmigen Pflasterzahn im hinteren Teil von Palatinum und Dentale (Abb. 9). Jeweils vor diesem Einzelzahn erstreckt sich eine tiefe Längsrinne auf Maxillare und Dentale. F. v. HUENE (1936) vermutete, daß in diesen Rinnen Barten - wie bei den Walen - ansetzten, so daß Henodus seine Nahrung durchseihen konnte. In derselben Arbeit (1936, Taf. 9, Abb. 5 und 6) bildet HUENE Sediment-Bruchstücke ab, die sich in situ in den Kieferrinnen von Exemplar II befanden und Querlamellen zeigen, die diesen Barten entsprechen sollen. Während der Präparation wurden seinen Angaben nach diese Reste zerstört und sind daher nicht überliefert. Kleinere Restpartikel, die sich nach den Angaben des Autors noch in der Sammlung befinden sollen, waren nicht mehr aufzufinden; deshalb ist eine Überprüfung nicht mehr möglich. Ich vermute, daß auf der äußeren Kieferleiste vielmehr - analog zu den Schildkröten - Hornschneiden saßen. Fügt man Unter- und Oberkiefer aufeinander, artikulieren beide auf die Weise, daß es zum Überbiß kommt. Mit einem derartigen Gebiß kann man nahezu alle Nahrung zerkleinern. Die Praemaxiallaria, vordere Teile der Maxillaria und der Vorderrand der Dentalia sind quer zur Schädellängsachse gestellt, so daß die Schnauze stark verbreitert ist - im Gegensatz zu den Schildkröten mit ihren spitzen "Hornschnäbeln". Praemaxillaria und Maxillaria tragen bei Henodus einen scharfen Knochenkamm, der abwärts über den vorderen Teil des Unterkiefers greift, dem ebenfalls ein kleinerer Knochenkamm aufsitzt. Da der Kamm auf dem Oberkiefer innen in ganzer Länge durch eine flache Querrinne von der übrigen Oberfläche der Praemaxillaria und Maxillaria abgesetzt ist, trug er vermutlich ebenfalls eine kleinere Hornschneide. Eine der ältesten Schildkröten, Triassochelys aus dem mittleren Keuper (Knollenmergel) trug ebenfalls Hornschneiden im Unter- und Oberkiefer sowie echte acrodonte Zähne auf dem Gaumen (JAEKEL 1918).

Neben der Spezialisation als Schneide- und Quetschgebiß konnte Henodus seinen Unterkiefer wie eine Baggerschaufel einsetzen und so im Substrat gründeln. Die Nasenöffnungen, die nicht wie bei den Schildkröten zu einer einzigen Öffnung verschmolzen sind, wurden beim Aufenthalt im Wasser wie bei den rezenten aquatischen Reptilien verschlossen.

Henodus war ein Bewohner von Süßwasser-Seen oder -Tümpeln des mittleren Keupers. Die schwachen Extremitäten zeigen, daß er kein guter und ausdauernder Läufer war. Auch das Schwimmen mit Hilfe von Schwanz oder Extremitäten war ihm nicht möglich. Die Verflachung des Panzers, die Zurückbildung des dorsalen Anteils am Ilium sowie auch die Reduktion der Gliedmaßen sind eine Anpassung an das Leben im Wasser. Daß der Bezug zum Land noch nicht aufgegeben war, beweist die Fähigkeit zu terrestrischer Lokomotion - wenn auch nur schwerfällig über kürzere Strecken, so z.B. von einer Wasserstelle zur anderen.
Potentielle Feinde von Henodus sind bisher nicht bekannt. Unter den räuberisch lebenden Reptilien des Keupers kämen nur die Parasuchia (Ordnung Thecodontia) in Frage: Allerdings stammt der älteste bisher bekannte Parasuchier "Phytosaurus" arenaceus FRAAS 1896 aus dem Schilfsandstein Württembergs, ist daher also jünger als Henodus.
Es bleibt die Frage offen, warum die Placodontier als aquatische Tiere Panzer entwickeln, während die Schildkröten ihrerseits einen sekundären Abbau des Panzers anstreben.
Diese Frage stellt sich speziell für Henodus, der, obwohl er anscheinend keine natürlichen Feinde hatte, sogar an Kopf, Hals, Schwanz und Extremitäten gepanzert war. Diente vielleicht die Panzerung als Schutz vor dem Austrocknen des Körpers bei periodischem Austrocknen der Seen und Tümpel?
Das Schneide- und Quetschgebiß erlaubte Henodus eine Ernährung als Allesfresser. Er fand sowohl am Ufer als auch im Wasser seine Nahrung. Der auffällig flache und breite Panzer von Henodus weist darauf hin, daß er auf freier Ebene gelebt haben muß, wo weder dichte Vegetation noch felsiger Untergrund seine Fortbewegung behinderten.
Ein Vergleich mit der Ökologie der Süßwasser-Schildkröten des tertiären Steinheimer Beckens (MLYNARSKI 1980) zeigt interessante Parallelen:

a) Clemmydopsis turnauensis (MEYER 1847): Eine kleinwüchsige Schildkröte mit stark reduzierten Gliedmaßen, die weder gut laufen noch schwimmen konnte. Sie bewohnte einige sehr spezifische und nur für diese Art charakteristische ökologische Nischen und zwar vermutlich ganz seichte, sumpfige Lachen. Sie ernährte sich wohl hauptsächlich von Sumpf- und Wasserpflanzen.

b) Chelydropsis murchisoni staeschei MŁYNARSKI 1980: Diese Schildkröte hatte einen langen Schwanz, kräftige Gliedmaßen und war vermutlich Bewohner der ganzen litoralen Zone des Steinheimer Sees. Nach der Kiefermorphologie ernährten sich diese Tiere hauptsächlich von hartschaligen Organismen. Da sie durch die Reduktionen im Plastron freibewegliche Extremitäten besaßen, die denen der rezenten Chelydrinen entspricht, waren es wohl wie jene lebhafte, agressive Raubtiere. Nach MLXNARSKI (1980) wandern rezente Schnappschildkröten gerne weit über Land, obwohl sie überwiegend aquatisch leben.

Die Lebensweise von Henodus war sicher eher vergleichbar mit der völlig an das litorale Wasserbiotop gebundenen Clemmydopsis. Unter den rezenten Schildkröten dient am ehesten Chelydra als vergleichbares Gegenstück, obwohl sie - im Gegensatz zu Henodus - sehr beweglich und flink ist. Vielleicht hat auch Henodus - wie Chelydra - gelegentlich am Boden der Gewässer Fischen aufgelauert.
Chelydra fängt ihre Beute, indem sie ihren Kopf vorschnellt, wobei ihr der lange Hals behilflich ist. Henodus jedoch hat einen wesentlich kürzeren Hals, den er auch nicht wie Chelydra einziehen konnte, d.h., er konnte den Beutefang nicht auf dieselbe Weise ausführen wie Chelydra.

III.9. Zur Lokomotion von Placochelys placodonta

1) Placochelys placodonta, ein gepanzerter Placodontier aus dem unt. Keuper von Ungarn:

a) Femur (Abb. 6 d): Das Femur ist 9.8 cm lang und damit etwas kürzer als der Humerus. Der Schaft ist länglich und gestreckt, dabei fast drehrund. Im Bereich des internen Trochanters findet sich wie bei Henodus eine Leiste, die sich etwa bis in die Mitte des Schaftes hinein fortsetzt. Auf der Dorsalseite ist der Schaft leicht eingeschnürt. Das Caput ist oval, der dreieckige Querschnitt des Femur bei Henodus ist hier nur noch schwach durch gerundete Leisten angedeutet. Das Distalende ist abgeflacht und trägt verschmälerte Gelenkenden. Die Condyli sind jedoch noch deutlich voneinander abgesetzt.
Die Gesamtform des Femur entspricht auffällig der von Henodus, (Abb. 6c) dessen Femur sich allerdings durch kantige Strukturen von dem gerundeten Femur von Placochelys unterscheidet.
Der fast gerade Schaft und die distale Verflachung und Verbreiterung sprechen für eine aquatische Spezialisierung.

b) Humerus (Abb. 6 e): Der Humerus ist 10.5 cm lang und damit etwas länger als das Femur. Bis zur Mitte des Schaftes ist er drehrund, dann verflacht er am Distalende. Er ist länglich und schlank, die radiale Kante ist gerade, die ulnare konkav. Das Caput ist in der Aufsicht fast rund, etwas nach oval tendierend und halbkugelig gewölbt. Auf der Dorsalseite findet sich distal an der radialen Seite wie bei Henodus eine schmale Rinne, die JAEKEL (1907) "Canalis radialis" nennt und die der Ectepicondylarrinne entspricht.
Das Distalende ist stark verbreitert und abgeflacht, auf der Dorsalseite leicht eingedellt. Dadurch werden die Gelenkenden wie bei Henodus stark verschmälert, doch die Condyli sind deutlich gegeneinander abgesetzt. Dies spricht für eine noch bestehende Eigenständigkeit der beiden Unterarmknochen.
Insgesamt ist der Humerus von Placochelys dem von Henodus (Abb. 6 a) nicht unähnlich, jedoch schlanker und gestreckter. Die starke distale Verbreiterung spricht wiederum für eine aquatisch bezogene Lebensweise.

Geht man von den Verhältnissen bei den Meeresschildkröten aus und setzt einen paraxialen Antrieb voraus, so wird der Hauptantrieb bei Placochelys in der Vorderextremität gelegen haben, da diese anscheinend etwas kräf-

tiger und länger war als die Hinterextremität. An einen Antrieb mit Flossen - wie ihn die JAEKEL'sche Rekonstruktion (1907) darstellt, glaube ich jedoch aufgrund der Gestaltung von Humerus und Femur nicht. Ein Paddeln wie bei Süßwasserschildkröten scheint jedoch nicht ausgeschlossen. Vielleicht spielte auch der Schwanz bei der Lokomotion eine Rolle, allerdings ist von der Schwanzwirbelsäule bisher nur sehr wenig bekannt.

IV. Das Gebiß der Placodontier

IV.1. Zahnaufbau

Die Placodontier sind - unter Einschluß des pflanzenfressenden Henodus - durophag, d.h., ihr Gebiß ist auf das Zerkleinern von hartschaligen Organismen spezialisiert. Aus diesem Grunde trägt der Placodontier-Zahn über dem Dentin eine außergewöhnlich starke Schmelzschicht, die bei Placodus an der Spitze der vorderen Greifzähne bis zu 2 mm stark ist (Abb. 10 b), ansonsten durchschnittlich 1 mm. Raster-Elektronenmikroskopische Aufnahmen von einem frischen Bruch an einem Greifzahn von Placodus zeigen, daß sich der Schmelz aus großen Einzelkristalliten zusammensetzt, die senkrecht zur Oberfläche des Zahnes angeordnet sind und sich zu Pseudo-Prismen zusammenschließen (SCHMIDT 1947, S. 81, Abb. 2, spricht dagegen von einer Prismenstruktur). Die Einzelkristallite des Schmelzes haben einen Durchmesser von 0,2 µm und erreichen eine Länge von 1,1 µm (Abb. 13a). Abb. 13b zeigt eine Raster-Elektronenmikroskopische Aufnahme desselben Zahnes mit zahlreichen Dentin-Kanälchen, die etwa senkrecht von der Pulpa zur Zahnoberfläche verlaufen. Die Diagonale von der linken unteren Bildecke zur rechten oberen Ecke entspricht etwa der Längsachse des Greifzahnes, wobei dessen Spitze rechts oben liegt.

IV.2. Zahnform- und Skulptur

Das Gebiß der Placodontier ist ein kombinierter Apparat zum Eingreifen und Zerquetschen der Nahrung. Es lassen sich innerhalb des Gebisses 4 unterschiedliche Zahnformen unterscheiden:

1. Obere und untere Greifzähne:

Greifzähne finden sich bei den ungepanzerten Gattungen Paraplacodus und Placodus sowie bei dem ungepanzerten Cyamodus.Nach einer Rekonstruktion von PINNA (1982) besitzt Psephoderma cfr. alpinum MEYER 1858 jeweils einen vorderen Zahn auf dem Praemaxillare).
Bei Paraplacodus und Placodus sind die meißelförmigen Greifzähne mehr oder weniger horizontal nach vorn herausgestreckt. Sie sitzen in tiefen Alveolen; das Vorderende ist gerundet, die Innenfläche bei Placodus und Cyamodus eingebogen. Die Greifzähne von Cyamodus sind wesentlich kürzer und senkrecht zur Unterkiefer-Längsachse angeordnet, so daß sie innerhalb der Schnauze liegen.

2. Maxillar-Zähne des Oberkiefers (ausgenommen Paraplacodus):

Die Maxillar-Zähne haben einen niedrigen Sockel, der in einer flachen Grube sitzt, und tragen eine halbkugelige Krone. Der Umriß der Zähne variiert von kreisförmig-oval bei den gepanzerten Formen bis zu bohnenförmiger Gestalt bei Placodus. Die Krone trägt in der lingualen Hälfte eine kraterförmige Eintiefung.

3. Zähne auf Palatinum und Dentale:

Die Zähne auf dem Gaumen und dem hinteren Dentale sind plattenförmig, haben einen flachen Sockel und sind rundoval bei den gepanzerten Formen sowie eckig bei den ungepanzerten Formen. Meistens ist ihre Oberfläche auf der lingualen Seite eingesenkt. Bei Placochelys ist z.T. eine typische Einmuldung vorhanden, die sich über die gesamte Länge der Zahnoberfläche hinzieht.

4. Abweichende Zahnformen bei Paraplacodus:

Maxillare und Dentale tragen kegelförmig- bis zylindrische Zähne mit mehr oder weniger abgestumpfter Spitze.

Alle Placodontier-Zähne sind auf der Schmelzkappe mehr oder weniger stark skulptiert. Nach PREUSCHOFT, REIF & MÜLLER (1974) bietet (nach Untersuchungen an rezenten Haien (Heterodontus) mit differenziertem Quetschgebiß) ein Relief auf Quetschzähnen einen Vorteil gegenüber einer glatten Schmelzoberfläche. Dieser liegt in der günstigeren Druckverteilung während des Beißens: Die Kontaktfläche zwischen Zahn und Nahrungspartikel wird durch das Relief sehr klein, d.h., eine gegebene Beißkraft konzentriert sich nur auf eine kleine Fläche, was einen großen Beißdruck zur Folge hat. Ein weiterer Vorteil in der Skulptierung liegt darin, daß die Nahrung nicht so leicht den Zähnen entgleitet. Aus diesen Gründen sind bei den Placodontieren besonders die hintersten Gaumen- und Unterkieferzähne - dort, wo die stärkste Beißkraft liegt - sowie die Innenfläche der vorderen Greifzähne stark skulptiert. Bei den letztgenannten beschränkt sich das Relief auf die konkave Innenfläche des Zahnes in Form von Rippen, die parallel der Längsachse des Zahnes verlaufen. Das Relief der Quetschzähne besteht im allgemeinen aus einer Rippung, die von einem Zentrum etwa in der Mitte der Schmelzkappe radialstrahlig zu den Seiten verläuft und auch den Zahnwall mit einbezieht. An einem nachrückenden Zahn des rechten Unterkieferastes von Placodus gigas (Original zu AGASSIZ 1833-45, T. 70,

Fig. 14) sieht man sehr deutlich das Relief, das aus kleinen Wärzchen besteht, die mehr oder weniger radialstrahlig in Längsreihen angeordnet sind und sich zum Zahnwall hin verdichten.

IV.3. Zahnersatz

Die Zähne der Placodontier sitzen in flachen Basen im Kiefer befestigt ("protothecodont" sensu PEYER 1968, S. 15, Fig. 9).
Bei den untersuchten Placodus-Kiefern sind immer 2 Zahngenerationen zu beobachten: Dicht unter jedem in Funktion befindlichen Zahn liegt ein Ersatzzahn (Abb. 10 d). Der Ersatz erfolgt unmittelbar, so daß beim Zahnwechsel die Funktion des Gebisses nicht beeinträchtigt wird. In Abb. 10 e sieht man am linken Dentale von Placodus ein sehr schönes Beispiel für den Zahnwechsel des äußeren vorderen Greifzahnes: Während der Zahn noch voll funktionstüchtig ist - er zeigt noch nicht einmal Abnutzungsspuren - rückt posterior von ihm bereits der Ersatzzahn nach.

IV.4. Zahnreduktion

Die ungepanzerten Placodontier haben eine hohe Zahnzahl (bis zu 46; vgl. Tab. 2). Die Zahl der Zähne nimmt im Verlauf der Phylogenie ab; der gepanzerte Henodus hat nur 4 Zähne im Kiefer. Die Zahnreduktion geht einher mit der Entwicklung von Hornschneiden im Kiefer (Henodus, DREVERMANN 1934 für Cyamodus, JAEKEL 1907 für Placochelys).
KUHN-SCHNYDER untersuchte 1959 anhand der Schädel eines juvenilen und subadulten Exemplares sowie zweier adulter Exemplare von Cyamodus hildegardis die individuelle Entwicklung des Placodontier-Gebisses.
Es stellte sich heraus, daß im Verlauf der Ontogenese von Cyamodus hildegardis eine Reduktion der Zahnzahl bei gleichzeitiger relativer Vergrößerung der restlichen Zähne stattfindet. Die Reduktion betrifft den jederseits vordersten Maxillar- und Palatinzahn sowie den ersten Dentalzahn hinter den Frontzähnen. Bei stratigraphisch jüngeren Formen des oberen Muschelkalks (Germanische Trias) ist die Reduktion sowie die Vergrößerung des einzelnen persistierenden Zahnes noch weiter fortgeschritten. Nach KUHN-SCHNYDER lassen sich - mit Ausnahme von Cyamodus rostratus (MÜNSTER) - alle bisher beschriebenen Cyamodus-Arten aus der germanischen Trias nach den Gebißverhältnissen in diesen mit Cyamodus hildegardis beginnenden Entwicklungsverlauf einordnen.

IV.5. Zahnabnutzung

Starke Abnutzungsspuren findet man vorwiegend an den vorderen Greifzähnen sowie an den Gaumenzähnen und hinteren Unterkieferzähnen, wo die Hauptbelastung beim Knacken liegt.

Die Abnutzung der Greifzähne ist - wie schon in Kap. II.4. für Placodus beschrieben - besonders charakteristisch: Die Zähne sind nicht senkrecht zu ihrer Längsachse abgenutzt, sondern im Oberkiefer schräg aus- und aufwärts, entsprechend umgekehrt im Unterkiefer (Abb. 10 a). Diese Abnutzungsspuren kommen nicht durch gegenseitige Berührung der Zähne zustande, sondern durch das Abwetzen an Hartsubstanzen. Diese Beobachtungen gelten für Placodus und Paraplacodus, für Cyamodus kann ich mangels Material keine Aussage treffen; seine Greifzähne sind ihrer Lage und Gestalt nach auch nicht geeignet für das Abreißen festgewachsener Schalentiere, sondern eher für das Durchwühlen des Substrates nach Nahrung.

Nach JAEKEL (1907, S. 27, Taf. IV, Fig. 1) deuten einseitige Abnutzungsflächen auf den Gaumenzähnen von Placodus auf eine mahlende Kaubewegung des Kiefers und eine einseitige Kaubewegung hin. Die kiefermechanischen Untersuchungen (s. Kap. V) schließen indes ein einseitiges Kauen von Placodus sowie Horizontalbewegungen des Unterkiefers bei allen Placodontiern aus. Die Abnutzung der Quetschzähne kann nur durch ein sukzessives sprödes Abbrechen von Schmelzpartikeln zustande kommen, da ausschließlich vertikale Kräfte auf die Zähne einwirken. Nach dem Wegbrechen der schützenden Schmelzschicht wird das weichere Dentin quasi "weggerieben", so daß der Eindruck einer durch Abschliff entstandenen Facette entsteht. Der Oberkiefer des Typusexemplares von Cyamodus rostratus (MÜNSTER) (MEYER 1863, Taf. 23, Fig. 1) zeigt am hintersten rechten Gaumenzahn die Absprengung der Schmelzschicht durch vertikale Druckbelastung. Abb. 10 c zeigt einen mittleren linken Palatinzahn von Placodus, der starke einseitige Abnutzungsspuren auf der lingualen Zahnseite trägt, die sich nach distal verstärken. Diese einseitige Abnutzung von Gaumenzähnen ist bei den Placodontiern oft zu beobachten und rührt daher, daß der Antagonist im Dentale nach innen gekippt ist. Dadurch wird die Nahrung auf die Innenseite der Zähne plaziert, dort, wo bei geschlossenem Kiefer ein Hohlraum verbleibt. Daher ist auch die Innenseite der Gaumenzähne stärker abgenutzt. Die gegeneinander versetzten Zähne im hinteren Dentale und Maxillare verhindern ein Herausrutschen der Nahrung bei geschlossenem Kiefer.

			UK		OK			
			v.D.	h.D.	Pm	Max.	Pal.	Insgesamt
Ungepanzerte Gattungen	Paraplacodus broilii	Anis/Ladin	4	14	6	14	8	46
	Placodus gigas	mo	4	8	6	8	6	32
Gepanzerte Gattungen	Cyamodus hildegardis (juvenil)	Anis/Ladin	-	8	4	6	6	24
	Cyamodus hildegardis (subadult)	Anis/Ladin	4	8	4	8	4	28
	Cyamodus hildegardis (adult)	Anis/Ladin	4	6	4	6	4	24
	Cyamodus rostratus	mo	?	?	4	4	6	? (14 im OK)
	Cyamodus sp.	mo	2	4	2	4	4	16
	Placochelys placodonta	Unt. Keuper	-	4	-	6	4	14
	Psephoderma cfr. alpinum	Nor	?	?	2	4	4	? (12 im OK)
	Henodus chelyops	Mittl.Keuper	-	2	-	-	2	4
	Psephoderma alpinum	Rät	?	?	-	4	4	? (8 im OK)
	Macroplacus raeticus	Rät	?	?	-	4	4	? (8 im OK)

v.D. = vorderes Dentale
h.D. = hinteres Dentale
UK = Unterkiefer
OK = Oberkiefer
Pm = Praemaxillaria
Max. = Maxillaria
Pal. = Palatinum
mo = Oberer Muschelkalk

Tab. 2: Anzahl der Zähne bei Placodontiern, gezählt an jeweils einem Exemplar, mit Ausnahme von Placodus (4 Ex.), Cyamodus hildegardis (2 Ex.) und Henodus (2 Ex.).

V. Zur Kiefermechanik der Placodontier

V.1. Muskulatur

Bei den ursprünglichen anapsiden Tetrapoda war die Kiefermuskulatur vollständig vom Dermatocranium eingeschlossen. Erst im Zusammenhang mit verschiedenen Belastungen und Beanspruchungen der einzelnen Schädelelemente entstanden innerhalb der Reptilien-Reihen mehrfach Durchbrüche, so daß die Kieferadduktoren-Muskulatur sich auch auf die Außenseite der Deckelelemente des Schädels ausdehnen konnte.

Die Schläfenfenster hingegen sind mit einer Membran oder Decksehne überzogen, an der die Muskeln entspringen können. Der Vorteil dieser Befestigung liegt darin, daß sich die Kraft des Muskels auf den gesamten umgebenden Knochenrand verteilt. In einem geschlossenen System wie dem Schädel wird der fiedrig gebaute Muskel bevorzugt, da er seinen Querschnitt bei der Kontraktion nicht stark verändert (GANS & BOCK 1965). Ein parallelfaseriger Muskel hingegen baucht bei der Kontraktion aus und beansprucht daher zusätzlichen Raum. Da bei der Kiefermechanik der Placodontier primär das Knackgebiß und seine Funktion interessiert, beziehen sich die folgenden Betrachtungen auf den für sie wohl wichtigsten Kieferadduktoren-Muskel, den M. adductor mandibulae externus. Er gliedert sich in drei Schichten:

1. Die Superficialis-Portion: Sie entspringt vom oberen Temporalbogen und von der Lateralkante des Quadratums und inseriert in der Aussenfläche des Unterkiefers.

2. Die Medialis-Portion: Sie entspringt (ursprünglich) von der Decksehne des Schläfenfensters und von der Lateralkante des Parietale entlang dem caudomesialen Rand des Schläfenfensters. Sie inseriert in der Außenfläche der Bodenaponeurose.

3. Die Profundus-Portion: Sie entspringt mit einem oberen Kopf von den Randzonen des Posttemporalfensters und mit einem tieferen Kopf von der Seitenwand des Hirnschädels. Sie inseriert in der Innenfläche der Bodenaponeurose (RIEPPEL 1981).

Die Bodenaponeurose ist ein Sehnenblatt, das am Unterkiefer im Bereich des Kronfortsatzes oder direkt an ihm selbst inseriert. Die Bodenaponeurose entspricht in ihrem Verlauf dem Vektor der Muskelkraft des äußeren Adduktors und bekommt beidseitig Fasern. Diese Muskelfasern verlaufen

im spitzen Winkel schräg zum Sehnenblatt. Der Nachteil des fiedrig gebauten Muskels liegt darin, daß die im rechten Winkel zur Kieferadduktion stehende Kraft verloren geht. Weiterhin beinhaltet die Fiederung eine Verkürzung der einzelnen Faser, was eine geringere Hubhöhe - sowie Ausdehnung - bedeutet. Der Vorteil liegt allerdings in der Maximierung der Zahl der Muskelfasern auf begrenztem Raum, denn die Kraft eines Muskels hängt von der Anzahl der kontraktilen Elemente ab (ALEXANDER 1968).

V.2. Allgemeine Mechanik

Zur Untersuchung der Kiefermechanik soll ein vereinfachendes Modell verwendet werden, das auf einem zwei-dimensionalen System beruht: Dieses System besteht aus einem Hebelarm und einer Wirkungsrichtung der Muskelkraft. Unterschiedliche Kontraktion von Teilen einzelner Muskeln und der Effekt dieser im Unterkiefer wird nicht berücksichtigt. DeMAR & BARGHUSEN untersuchten 1972 anhand eines vergleichbaren Modells die Kiefermechanik der Synapsida.

Im hier für die Placodontier vorgestellten Modell (Abb. 8) entspricht der Unterkiefer der Längsachse des Hebels. Das Kiefergelenk ist die Drehachse (D). P ist der Angriffspunkt der Kraft am Kronfortsatz, F_M die Muskelkraft. F_B ist die Bißkraft (Last), $F_{B'}$ die resultierende Gegenkraft, X der Lastarm. H ist der Hebelarm und B der Bißpunkt. α entspricht dem Insertionswinkel von F_M.

Die Muskelkraft F_M bewegt sich auf einem Kreisbogen um die Drehachse (D). Angestrebt ist bei der spezifischen durophagen Ernährung der Placodontier ein möglichst starker Biß (F_B). Der hinterste Zahn, der also auch dem Kiefergelenk am nächsten liegt, ist der am stärksten entwickelte.

DRUZINSKY & GREAVES (1979) erstellten anhand des Schildkrötenschädels ein Modell, um den hintersten Bißpunkt bei Reptilien zu finden (Abb. 9). Anhand dieses Modells kann eine funktionelle Erklärung für die Position dieses Zahnes im Kiefer der Placodontier gegeben werden. Es wird vorausgesetzt, daß eine bilateral symmetrische Muskelaktivität auf jeder Seite des Kiefers gleiche Muskelkraft produziert, so daß die totale resultierende Muskelkraft so behandelt werden kann, als ob sie am Punkt F auf der Mittellinie agiert. Der Kronfortsatz, der im Ansatzbereich des externen Muskeladduktors liegt, wird in der Position der resultierenden vertikalen Muskelkomponente gesehen. Die Lage der geschätzten vertikalen Muskelkraft (höchster Punkt am Kronfortsatz) wird auf die Mittellinie projiziert, um den Punkt F zu bekommen.

Die Linie vom Kiefergelenk B durch F schneidet den gegenüberliegenden Kiefer am Punkt Y. Liegt der hinterste Bißpunkt der reptilischen Zahnreihe auf Y, so haben 100 % der totalen Reaktionskraft (= Gegenkraft) ihren Widerstand in B, 0 % in A. Das System ist im Gleichgewicht, wenn 5 Kräfte simultan agieren: Eine Kraft auf jedem Kiefergelenk, zwei gleiche vertikale Muskelkräfte sowie eine Kraftkomponente auf dem Bißpunkt. (Da das Modell symmetrisch angelegt ist, gilt diese Aussage auch seitenverkehrt). Eine Verlagerung des hintersten Bißpunktes von Y weiter nach hinten zum Kiefergelenk A schafft Instabilität und die Tendenz zur Dislozierung des gegenüberliegenden Kiefergelenkes. Diese Situation wird entweder durch die einseitige Konzentrierung der Kraft auf ein Gelenk oder durch asymmetrische Muskelaktivität verhindert, da unterschiedliche Muskelaktivität auf beiden Seiten des Kopfes die resultierende Muskelkraft fort von der Mittellinie und dichter an die Seite mit der größten Muskelkraft legen würde (s. auch Kap. V.4.2.) (Abb. 12).
Bei Placodus und Henodus fällt der Punkt Y auf den hintersten und zugleich stärksten entwickelten Zahn (Abb. 9 + 12 a). Größere Kräfte können auf diejenigen Zähne ausgeübt werden, die näher am Kiefergelenk liegen, da der Lastarm (X) minimiert wird. Bei Placochelys fällt in dem vorgestellten Modell der Bißpunkt Y auf den Bereich hinter den letzten Zahn (Abb. 9). Welche Konsequenzen sich daraus ergeben, soll in Kap. V.4.2. näher erläutert werden. Angestrebt wird - wie schon erwähnt - bei den Placodontiern ein möglichst starker Biß zum Zerkleinern der hartschaligen Organismen. Dazu muß der Lastarm (X) möglichst klein sein, der Hebelarm (H) sowie die Muskelkraft F_M möglichst groß (d.h., längerer Weg und Erhöhung der Faseranteile). Eine Erhöhung des Kronfortsatzes bedingt die Verlängerung von H - da der Angriffspunkt der Muskelkraft (P) sich vom Kiefergelenk (D) entfernt - sowie einen vergrößerten Ansatzbereich der Adduktoren-Muskulatur am Unterkiefer.
Bei den gepanzerten Placodontiern besteht die Tendenz zur Verflachung des Schädels. Damit die Muskelfasern ihre notwendige Länge beibehalten können, verlagert sich die Richtung der vertikalen Muskelkraft (F_M) zurück. Als Folge wird allerdings auch der Hebelarm (H) verkürzt. Um einem dadurch bedingten mechanischen Nachteil entgegenzuwirken, wird zugleich mit der Erhöhung des Kronfortsatzes die Distanz vom Kiefergelenk zum Kronfortsatz erhöht (z.B. Placochelys). Nach OSTROM (1964) darf diese Distanz bei Beibehaltung einer nahezu vertikalen konstanten Muskelkraft nicht zu groß werden, da die Vorverlagerung der Muskelfasern die Größe (und somit die

Kraft) der Kiefermuskulatur beschränken würde. Außerdem würde diese Vorverlagerung auch eine entsprechende Beeinträchtigung der Maximierung des Öffnungs-Winkels des Maules bedeuten.
Nach DRUZINSKY & GREAVES (1972) ist die Änderung der Höhe des Kronfortsatzes zur Maximierung von H am einfachsten zu bewerkstelligen. Eine Verlagerung des Kiefergelenkes oder der Adduktoren-Muskulatur in Richtung der Schnauze hätten tiefgreifende morphologische Konsequenzen auch für den übrigen Bau des Kiefers.

V.3. Zum Schädelbau der Placodontier (Abb. 8)

Der Schädel der Placodontier zeigt infolge der durophagen Ernährungsweise spezielle Abwandlungen: Dazu gehört der kräftige (untere) Jochbogen, die Ausbildung eines hohen und kräftigen Kronfortsatzes, der akinetische Gaumen sowie die einfache Scharnierbewegung des Kiefers in vertikaler Richtung, so daß mahlende Kaubewegungen ausgeschlossen sind.
Alle Placodontier sind euryapsid, d.h., sie besitzen eine Schläfenöffnung auf der Oberseite des Schädels, die unten von Postorbitale und Squamosum begrenzt wird.
Die ungepanzerten Placodontier-Gattungen zeichnen sich durch hohe, relativ schmale Schädel mit geschlossenem Hinterhaupt aus. Die gepanzerten Placodontier tendieren zur Verflachung des Schädels sowie Verkürzung des Kiefers. Sie verbreitern ihr Hinterhaupt und entwickeln posttemporale Fenster. Am Beispiel der drei folgenden Placodontier-Gattungen soll die Mechanik und Abwandlungen des Schädelbaus in der Placodontier-Reihe aufgezeigt werden:

V.4. Mechanik verschiedener Placodontierschädel

V.4.1. Placodus (Abb. 8 + 9)

Der Schädel von Placodus ist länglich und hoch, mit abgesetzter, leicht verschmälerter Schnauze. Nach hinten ist der Schädel leicht verbreitert und ausgebuchtet. Die Wange ist aufgrund der hohen mechanischen Beanspruchung hoch und breit, die Schläfenöffnung groß. Sie wird unten von Postorbitale und Squamosum begrenzt. Das Quadratojugale ist nicht abgrenzbar, vermutlich ist es mit dem großen Squamosum verschmolzen. MAZIN (1980) spricht Placodus ein eigenständiges Quadratojugale zu, was ich aber an keinem Schädel erkennen konnte.

Placodus hat kein posttemporales Fenster. Der Kronfortsatz ist ungewöhnlich hoch und distal leicht sichelförmig nach hinten geschwungen. Das Articulare, das am Unterkiefer allein das Kiefergelenk bildet, ist nach hinten in einen Processus retroarticularis verlängert. Dieser bietet Ansatz für den M. depressor mandibulae ("Unterkiefersenker"). Die Gelenkfläche am Unterkiefer von Placodus ist erstaunlich klein für die kräftig entwickelte Kiefermuskulatur des Tieres. Diese Tatsache zeigt die geringe Belastung des Kiefergelenkes beim Biß aufgrund der ausgewogenen Kiefermechanik. Andernfalls könnte es beim Vorziehen des Unterkiefers durch den M. pterygoideus leicht zu einer Dislozierung des Kiefergelenkes kommen, vor allem, da auch das Quadratum in seinem Gelenkteil recht schmal ist. Eine horizontale (Mahl-) Bewegung des Kiefers ist ausgeschlossen: Einerseits bildet sich auf der Innenseite des Unterkiefers durch die flügelartige Verlängerung des Pterygoids eine seitliche Sperre aus, andererseits fungiert der hohe Kronfortsatz gegen den Jochbogen hin wie ein Keil. Placodus besitzt insgesamt 32 Zähne, differenziert in Greif- und Knackzähne (vgl. Tab. 2). Die Zähne auf Dentale und Maxillare sind nach innen geneigt, die auf dem Palatinum leicht nach außen. Dadurch wird der Kieferschluß seitlich optimal und bei geschlossenem Maul ein Herausrutschen der Nahrung verhindert. Allerdings dürfte Placodus keine lange Mundspalte gehabt haben, da beim Öffnen des Kiefers eine Hautfalte das Herausgleiten der Nahrung verhindern mußte (zumindest im Bereich der hinteren Quetschzähne).

Median schließen die Zähne nicht flach aufeinander ab, sondern lassen Hohlräume frei, so daß alternierende Druckpunkte im Kiefer entstehen, wenn das Tier knackt (s. auch Kap. IV.). Das Zerknacken der hartschaligen Organismen ist im hintersten Teil des Kiefers, nahe am Ansatz der Adduktoren-Muskeln und des Kieferschlusses, am effektivsten: Dieser Platz minimiert den Lastarm (X) und setzt so den günstigsten Bißpunkt auf den am stärksten entwickelten Zahn. Auf der Innenfläche des Dentale unterhalb des Kronfortsatzes befindet sich eine auffallend große Vertiefung, die vermutlich zum Ansatz des M. pseudotemporalis - eines Teils der inneren Adduktoren-Muskulatur - diente.

Bei Placodus verläuft der Vektor der vertikalen Muskelkraft F_M des äußeren Adduktors in Richtung des oberen Schläfenfenster-Zentrums. Die Muskelfasern entspringen am oberen Schläfenfenster und am inneren Hinterrand des Hirnschädels. Die seitliche Ausbuchtung des Schädels im hinteren Bereich des Oberschädels dient der Vergrößerung des Innenschädels zur Unter-

bringung der kräftigen Adduktoren-Muskulatur. Die Schläfenöffnung liegt nahezu senkrecht zum Ansatz des M. adductor mandibulae externus am Unterkiefer. Dadurch wird der Insertionswinkel α sehr groß (ca. 65°) und durch die Länge des Hebelarms (H) ein mechanischer Vorteil erzielt. Verbunden mit der Erhöhung des Kronfortsatzes ist die günstige Verlagerung des Angriffspunktes der Kraft fort vom Kiefergelenk. Die Schädelhöhe von Placodus erlaubt die Plazierung der Kieferschluß-Muskulatur annähernd direkt über dem Ansatzbereich am Unterkiefer, ohne daß eine Abnahme der Faserlänge notwendig ist. Eine gewisse Länge der Muskelfasern ist erforderlich für ihre Kontraktions- und Dehnfähigkeit, die auch für ein weites Öffnen der Kiefer wichtig ist.

V.4.2. Placochelys (Abb. 8 + 9)

Placochelys hat einen in der Aufsicht kurzen, herzförmigen Schädel mit einer langen, schmalen und zahnlosen Schnauze, die allein von den Praemaxillaria gebildet wird.
Der Schädel zeigt eine starke Tendenz zur Verflachung, ist hinten aber stark verbreitert, um Platz für die Adduktoren-Muskulatur zu schaffen. Aus demselben Grund ist auch der Hinterrand des Schädels weit nach vorne ausgeschnitten. Ein denkbarer Grund für die Verflachung des Schädels von Placochelys gegenüber den ungepanzerten Placodontiern könnte folgender sein: Placodus benötigt zum Einsatz seiner Greifzähne einen gewissen Kraftaufwand, da diese zum Abreißen festgewachsener Schalentiere dienen. Durch die leicht gewölbte Schnauze und die Stellung der nach vorn herausgestreckten Greifzähne wird die auf die Schnauze einwirkende Kraft auf die Schädeloberseite und den Unterkiefer verteilt.
Bei Placochelys hat der "Schnabel" keine Beißaufgabe mehr, sondern dient nur zum Ergreifen von Nahrung oder zum Stochern im Substrat; durch die fast parallele Stellung der oberen und unteren Rostrum-Hälfte verläuft die auf die Schnauze einwirkende Kraft geradlinig horizontal zur Oberkiefer- und Unterkiefer-Achse. Daher kann (überflüssiges) Knochenmaterial im Bereich der vorderen Schädeloberseite eingespart werden: Der Schädel wird flacher und zugleich auch leichter.
Bei Placochelys liegt die große Schläfenöffnung ebenfalls auf der Oberseite des Schädels. Bei Cyamodus greift sie sogar auf die Seitenteile über. Der Kronfortsatz ist sehr hoch und noch stärker als bei Placodus sichelförmig nach hinten geschwungen - dem Rotationsbogen der Muskelkraft um das Kiefergelenk folgend. Placochelys hat wesentlich weniger Zähne als

Placodus (vgl. Tab. 2). Der hinterste Palatinum- und Maxillar-Zahn ist bei weitem der größte; im Verhältnis zum Schädel größer als der größte Zahn bei Placodus. Die Zähne auf Dentale und Maxillare sind nach innen geneigt, auf dem Palatinum nach außen. Dadurch wird der Kieferschluß seitlich optimal, in der medianen Reihe bleiben wie bei Placodus bei geschlossenem Maul Lücken bestehen. Die stärkste Zahnabnutzung zeigen die beiden hintersten Palatinum- und Maxillarzähne, nahe dem Kiefergelenk, wo die Bißkraft am stärksten, daher auch der jeweilige Zahn am kräftigsten entwickelt ist. Die Gelenkgrube auf dem Artikulare ist flach, aber nach innen verbreitert, so daß eine große Kontaktfläche für das Quadratum entsteht. Das Quadratojugale setzt auf der Außenseite des Quadratums an und verbreitert dadurch die Auflagefläche am Unterkiefer. Ein Verschieben des Kiefergelenkes in horizontale Richtung ist ausgeschlossen. Die massive Verbreiterung des Gelenkes hängt vermutlich mit der Verkürzung des Kiefers und der damit verbundenen Konzentration der Kaufläche zusammen, wobei die kräftige Adduktoren-Muskulatur einen starken Zug auf das Kiefergelenk ausübt (DREVERMANN 1924 für Cyamodus).

Da Placochelys ein Knackgebiß hat, benötigt sie viel Raum für die kräftigen Kieferadduktoren. Ihre Quetschzähne sind im Vergleich zu Placodus im Verhältnis zur absoluten Schädelgröße außerordentlich stark entwickelt (Vergrößerung des einzelnen Zahnes auf Kosten der Gesamtzahl der Zähne). Daher ist ihr Schädel bei entsprechender Kraft-Leistung im Vergleich zu Placodus recht klein. Da der Schädel zugleich auch verhältnismäßig kurz und flach ist, findet bei Placochelys - analog zu den Schildkröten - eine Auswanderung eines Teils der Kieferadduktoren durch das Hinterhaupt statt. Dadurch wird eine effiziente Faserlänge erreicht. Ein Teil der Adduktoren-Muskulatur entspringt aber immer noch am Schläfenfenster. Die Auswanderung der Adduktoren erfolgt über das posttemporale Fenster. Dieses liegt in der Hinterhauptsregion zwischen dem Hirnschädel (Ohrkapsel) und den Deckelelementen des Dermatocraniums. Durch die Zurückverlegung der Rotationslinie der Muskelkraft (F_M) (Insertionswinkel ca. 55°), wird allerdings auch der Hebelarm verkürzt. Daher vergrößert sich bei Placochelys der Abstand zwischen dem Kiefergelenk und dem Kronfortsatz, wodurch der Hebelarm wieder verlängert wird. Um das Ursprungsgebiet für die Kieferadduktoren zu vergrößern, verbreitert Placochelys den hinteren Bereich des Schädels und verlängert die Squamosa leicht nach hinten. Außerdem wird der Jochbogen durch eine von unten her angreifende Aussparung in der Wangenregion leicht verschmälert, um möglichst viel Platz für die Kieferadduktoren zu schaffen.

Bei Placochelys fällt nach dem vorgestellten Modell zur Errechnung des hintersten Bißpunktes dieser (Y) hinter den letzten Zahn (Abb. 9 b). Wie läßt sich dies erklären?
Da Placochelys - wie schon erwähnt - den Oberschädel vergrößern muß, um Platz für die Kiefermuskulatur zu schaffen, muß sich verständlicherweise auch der Unterkiefer parallel dazu verbreitern. Dadurch wird auch die Distanz zwischen den Kiefergelenken vergrößert. Da gleichzeitig aber auch eine Verkürzung des Kiefers stattfindet und alle 4 Elemente, nämlich Zähne, Muskelansatz (F_M), Kronfortsatz und Kiefergelenk auf die kleine zur Verfügung stehende Kieferfläche passen müssen, fällt Y (also der hinterste Bißpunkt) auf die Position des Muskelansatzes (Abb. 9 + 12). Dort kann daher kein Zahn liegen. So muß mit Hilfe der beidseitigen Muskelaktivität das Ziel erreicht werden, Y auf den hintersten Zahn im Kiefer von Placochelys vorzulegen. Zwei Möglichkeiten können in Betracht gezogen werden:
Im 1. Modell wird gleichseitige symmetrische Muskelkraft auf D und E vorausgesetzt (Abb. 12 b). Die daraus resultierende gemeinsame Kraft konzentriert sich jetzt mehr auf ein Kiefergelenk, d.h., Verlagerung von B nach A (oder umgekehrt). Dadurch fällt auf A eine geringe Reaktionskraft (was bei Placodus vermieden wird; dort stellt A nur die balancierende Seite). Die Folge ist einseitiges (unilaterales) Beißen.
2. Modell: Soll A von jeglicher Reaktionskraft während des Beißens freigehalten werden (so daß wieder 100 % auf B liegen), so muß F aus der Mittellinie heraus verlegt werden, dies bedeutet asymmetrische Muskelkraft auf D und E (Abb. 12 c).
Placochelys wendet vermutlich den Mechanismus (1) an, denn die Verteilung der Muskelkraft auf beide Kiefergelenke ist leichter zu bewerkstelligen als eine asymmetrische Muskelaktivität.

V.4.3 Henodus (Abb. 8 + 9)

Henodus zeichnet sich durch einen flachen, rechteckigen Schädel mit stark verbreiteter Schnauze aus. Das Quadratum paßt sich in eine flache Gelenkgrube auf dem Articulare ein. Außen am Quadratum legt sich das Quadratojugale an und verbreitert die Kontaktfläche zum Unterkiefer wie bei Placochelys. Das Dentale ist median stark erhöht; ihm sitzt das Coronoid auf, das den hohen Kronfortsatz bildet. Im Kiefer sitzen 4 kleine bohnenförmige Zähne, je einer auf dem hinteren Anschnitt von Dentale und Palatinum. Dentale, Maxillare und Praemaxillare tragen Hornschneiden.

Henodus ist den übrigen Placodontiern gegenüber besonders in zwei Punkten spezialisiert: Zum einen durch das Fehlen des typischen Knackgebisses, zum anderen durch die sekundäre Schließung des Schläfenfensters bei etwa der Hälfte der Exemplare; bei den übrigen ist es bis auf eine kleine Öffnung reduziert.

Da der Schädel von Henodus sehr flach ist, muß ein Teil der Kieeradduktoren auswandern. Analog zu den - anapsiden - Schildkröten erlangt Henodus durch eine Ausbuchtung des Hinterhauptes nach vorne eine Aussparung, wobei gleichzeitig die Squamosa stark nach hinten verlängert werden. Nach FRAZETTA (1968) ist die Ausbuchtung des Hinterhauptes der Schildkröten eine funktionelle Analogie zu den Schläfenöffnungen anderer Reptilien. Die Tendenz war bereits bei Placochelys (und den anderen marinen gepanzerten Placodontiern) zu sehen. Die Schildkröten verlängern die Parietalia und Supraoccipitalia nach hinten, um so einen mächtigen Sagittalkamm zu schaffen, der dieselbe Funktion hat wie bei den Placodontiern die verlängerten Squamosa (Abb. 11).

Durch die Verflachung des Schädels bei Henodus muß die Linie der Muskelkraft (F_M) noch weiter zurückverlagert werden als bei Placochelys. Theoretisch müßte sie sogar parallel zum Unterkiefer (= Hebel) verlaufen, was mechanisch uneffektiv wäre. Durch die Umlenkung der Muskelkraft über den Paroccipitalfortsatz unterhalb des posttemporalen Fensters erreicht Henodus zweierlei: Einerseits die Beibehaltung einer effizienten Faserlänge durch die Auswanderung der Muskeln, andererseits die Maximierung des Hebels mit Hilfe des hohen Kronfortsatzes und damit eine günstig agierende Muskelkraft. Allerdings beträgt der Insertionswinkel bei Henodus nur noch ca. 30°. Die beiden Zähne im Unterkiefer liegen auf der Höhe und in der Position des dorsalen Teils des Kronfortsatzes, also im kürzesten Abstand zum Kiefergelenk. Dadurch wird der Lastarm minimiert, der Druck des Kiefers auf diesem Bißpunkt optimal.

Eine weitere Analogie zu den Schildkröten ist die Aussparung im Oberschädel, d.h., die zunehmende Verschmälerung des Jochbogens (Abb. 11). Eine breite und hohe Wange wie bei Placodus ist durch den Wechsel in der Ernährungsweise bei Henodus nicht mehr notwendig. Die Reduzierung ist einerseits sinnvoll, um in dem niedrigen Schädel möglichst viel Platz für die Kiefermuskulatur zu schaffen (für die Superficialis-Portion der externen Adduktoren-Muskulatur, sowie für den M. pterygoideus, einen Teil der internen Adduktoren-Muskulatur), andererseits, um durch die zunehmende Entfernung vom Ansatzpunkt am Unterkiefer die Muskelfasern zu verlängern.

War bei Placodus und Placochelys das Knacken von hartschaligen Organismen die vornehmliche Funktion des Gebisses, so ist es bei Henodus das Schneiden und Zerdrücken pflanzlicher und tierischer Nahrung mit den scherenartig fungierenden Hornschneiden. Eine horizontale Kieferbewegung ist auch bei Henodus ausgeschlossen, ebenso wie ein horizontales Vorschieben des Unterkiefers - wie bei vielen Schildkröten. Die sehr kurze Symphyse im Unterkiefer bei Henodus macht ebenfalls deutlich, daß die Verteilung der Muskelkräfte im Kiefer aufgrund des Funktionswechsels im Gebiß hier anders ist als bei den übrigen - durophagen - Placodontiern: Die Hauptfunktion des Gebisses liegt nicht im hinteren Drittel des Kiefers, sondern mehr in seinem vorderen Bereich.
Im Unterkiefer findet sich eine ausgeprägte Vertiefung vor dem Kiefergelenk; vermutlich wie bei Placodus und Placochelys zum Ansatz der inneren Kieferadduktoren-Muskulatur bestimmt. Bei Placodus und Placochelys liegt die Vertiefung allerdings mehr auf der Innenseite des Dentale, bei Henodus mehr auf der Oberseite des Unterkiefers. Ein Vergleich mit dem Schädel von Chelydra (Schnappschildkröte) zeigt eine analoge Vertiefung in derselben Position wie bei Henodus: eine weitere Übereinstimmung zwischen den Schildkröten und diesem gepanzerten Placodontier.
Die von unten her angreifende Aussparung der Wangenregion bei Henodus verlangt eine kurze Maulspalte, um ein Herausrutschen der Nahrung durch die äussere Bedeckung mit einer Hautfalte zu verhindern.

VI. Phylogenie und Systematik

VI.1. Was ist ein Placodontier?

Nach derzeitiger Kenntnis des Fossilmaterials sind die Placodontier eine relativ polymorphe Gruppe, daher erhebt sich die Frage: Was ist die Definition eines Placodontiers?
KUHN-SCHNYDER (1960) unterteilt die Ordnung Placodontia in 2 Unterordnungen:

1. U.-O. Cyamodontoidea, die gepanzerten Gattungen umfassend.
2. U.-O. Placodontoidea, die ungepanzerten Gattungen Paraplacodus und Placodus erfassend.

O. KUHN (1969) unterscheidet einige Jahre später die 4 Unterordnungen:

1. U.-O. Helveticosauridea als die ursprünglichste Subordo mit der einzigen Gattung Helveticosaurus.
2. U.-O. Placodontoidea mit den Gattungen Paraplacodus und Placodus.
3. U.-O. Cyamodontoidea mit den Gattungen Cyamodus, Placochelys, Placochelyanus, Psephoderma, Suarosphargis und Psephosaurus.
4. U.-O. Henodontoidea mit den Gattungen Henodus und Chelyoposuchus.

Da die Kenntnis dieser Reptilien lange Zeit nur auf Kieferresten basierte, wurden die "Plattenzähne", denen sie ihren Namen verdanken, zum allgemein anerkannten Merkmal aller dieser Ordnung zugeordneten Gattungen. Was aber sonst erlaubt ihre Zusammenfassung in eine gemeinsame Ordnung? Sind die Placodontier eine monophyletische Gruppe oder sind sie aus verschiedenen Formen mehrfach unabhängig voneinander entstanden? Um diese Fragen zu beantworten, müssen Merkmale gefunden werden, die die Placodontier als eine Einheit von den anderen Reptil-Ordnungen abgrenzt.
Der Fossilbericht erschwert diese Aufgabe dadurch, daß stets das postcraniale Skelett unvollständig überliefert ist, oft sogar gänzlich fehlt. Daher bleibt meist nur der Schädel - in den meisten Fällen sogar nur der Oberschädel - zur Untersuchung.
Auf der Basis der vergleichenden Morphologie müssen homologe, abgeleitete ("synapomorphe"), also nicht parallel oder auch konvergent entstandene Merkmale gesucht werden, um die Verwandtschaft der einzelnen Gattungen nachzuweisen und eine Grundlage für ihre Systematik zu schaffen (HENNIG 1950):

a) Autapomorphe Merkmale (= abgeleitete, ausschließlich den Placodontiern zugehörige Merkmale):

- Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung der Rumpfwirbel (nachweisbar nur bei Paraplacodus und Placodus, da Tendenz zur Wirbelfusion bei den gepanzerten Formen besteht)
- Hoher Kronfortsatz (gebildet aus Dentale mit einem kleinen Anteil vom Coronoid oder aus vollständig vom Coronoid überlagerten Dentale)
- Quetschzähne

(- Panzerung, nicht homolog der der Schildkröten, nur bei einigen Gattungen).

b) Plesiomorphe Merkmale der Ordnung Placodontia (ursprüngliche Merkmale)

- Echt euryapsider Schädel (mit einer oberen Schläfenöffnung, unten begrenzt von Postorbitale und Squamosum) (siehe unten)
- Einfacher Hinterhauptscondylus
- Weit vorn gelegene Choanen (primäre innere Nasenöffnungen)
- Parietalauge
- Bezahnter Gaumen
- Kegelförmige-zylindrische Zähne
- Ungepanzerter Körper
- Gastralrippen
- Amphicoele Wirbel
- Hohe Anzahl von Sacralwirbeln (mindestens 3)
- Nur ein Coracoid im Schultergürtel
- Ectepicondylarrinne - oder -formen am Distalende vom Humerus

Aufgrund dieser Listen muß angenommen werden, daß der Stammgruppen-Vertreter der Placodontier mindestens durch 3 der 4 autapomorphen Merkmale (d.h., ausgenommen Panzerung) charakterisiert war.
Die Gattung Helveticosaurus - von O. KUHN 1969 in die O. Placodontia gestellt - weist keines dieser Merkmale auf. Die von PEYER (1955) angeführten Übereinstimmungen im Rumpf-Wirbelbau (Amphicoelie, hohe Dornfortsätze, lange kräftige Querfortsätze und enger hoher Neuralkanal) sowie Ähnlichkeiten von Skelettelementen des Schulter- und Beckengürtels sind nicht als autapomorphe Merkmale zu werten und rechtfertigen daher nicht eine Zuordnung von Helveticosaurus zu den Placodontiern; eher wäre an eine Verwandtschaft mit den Sauropterygiern zu denken.
PEYER (1955) möchte der durophagen Spezialisierung des Placodontier-Gebisses kein besonderes taxonomisches Gewicht beimessen, da das Beispiel

Varanus unter den rezenten Lacertiliern lehrt, daß innerhalb ein und derselben Art die einen Tiere spitze, die anderen durophag spezialisierte Zähne haben. Diese Gebiß-Modifikation stellt sich aber im Laufe der Ontogenese des einzelnen Individuums ein. Der juvenile Schädel von Cyamodus hildegardis aus der alpinen Trias (KUHN-SCHNYDER 1959) zeigt aber, daß hier bereits in einer sehr frühen Zahngeneration durophag spezialisierte Quetschzähne existieren. Die kegelförmig-zylindrischen Zähne in Unter- und Oberkiefer des ungepanzerten Paraplacodus, die zum Teil spitz, zum Teil abgestumpft sind, stellen sicher ein plesiomorphes Merkmal dar. Da bereits bei dieser ältesten alpinen Form (Anis/Grenzbitumenhorizont) eine Differenzierung der Palatin-Zähne als Quetschzähne stattgefunden hat, muß die durophage Spezialisierung in der Placodontierreihe schon sehr früh erfolgt sein. Die Gattung Henodus ist die bisher rätselhafteste unter den Placodontiern. Henodus - bisher nur als endemische Form bekannt - ist nicht nur in seiner Lebensweise, sondern auch in Schädel- und Körperbau hochgradig spezialisiert. Daher stellt sich die Frage, ob er nur eine stark abgeleitete Linie der Placodontier verkörpert oder einen Vertreter einer eigenen konvergent entstandenen Linie. Da Henodus jedoch den hohen Kronfortsatz und die Quetschzähne der Placodontier besitzt, ist eine Zuordnung zu dieser Ordnung gerechtfertigt. Die Eroberung eines neuen Lebensraumes, bedingt durch klimatische Veränderungen, erforderte tiefgreifende Spezialisationen, die Henodus morphologisch von den übrigen gepanzerten Gattungen unterscheiden. Diese Unterscheidungen betreffen vor allem die Form des Panzers und die Verhältnisse im Kiefer: Henodus hat einen auffällig flachen, an den Seiten flügelartig verbreiterten Panzer, der einen tiefen vorderen Halsausschnitt sowie einen großen hinteren Ausschnitt aufweist, so daß das Becken ausgespart wird. Soweit bisher bekannt, sind die Panzer der übrigen Placodontier-Gattungen mehr oder weniger oval - ohne vergleichbare Aussparungen. Die hauptsächliche Ernährung von Pflanzen - abweichend zur durophagen Ernährungsweise der übrigen Placodontier - bedingt bei Henodus auch morphologische Abwandlungen des Kiefers (Kap. V).
Im folgenden seien die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale der ungepanzerten und gepanzerten Placodontier genannt:

a) Ungepanzerte Gattungen:

- Relativ hoher Schädel
- Geschlossenes Hinterhaupt
- Kronfortsatz hauptsächlich vom Dentale gebildet, von medial her geringfügig vom Coronoid überlagert
- Zahlreiche Zähne (bis 46)
- Kegelförmige- plattige, dabei eckige Zähne
- Langer schmaler Kiefer mit langer Symphyse
- Viele Rumpfwirbel (bis 21)

b) Gepanzerte Gattungen:

- Etwas flacherer Schädel
- Öffnung des Hinterhauptes (postcraniales Fenster), gleichzeitige Verbreiterung des Hinterschädels
- Kronfortsatz ausschließlich vom Coronoid gebildet
- Wenige Zähne (4 bis max. 28 (subadult)), Vergrößerung des einzelnen Zahnes auf Kosten der Gesamtzahl
- Zähne bohnen-plattenförmig, dabei rund-oval.
- Entwicklung von Hornschneiden (Henodus, fraglich bei Cyamodus und Placochelys)
- Kurzer Kiefer mit kurzer Symphyse
- Wenige Rumpfwirbel (ca. 13)
- Tendenz zur Verschmelzung der Wirbelcentra im Zusammenhang mit der Panzerung.

Die morphologischen Unterschiede zwischen den gepanzerten und ungepanzerten Gattungen erfordern eine Unterteilung in 2 Großgruppen. Da angenommen wird, daß sich der Panzer nur einmal entwickelte, bilden die gepanzerten Formen eine monophyletische Gruppe innerhalb der Placodontier. Die ungepanzerten Formen gehören also entweder der Vorfahrengruppe oder der Schwestergruppe der gepanzerten Gattungen an. Eine Schwestergruppe s. str. zu den gepanzerten Placodontiern läßt sich vorläufig nicht abgrenzen.

VI.2. Versuche einer systematischen Zuordnung

Seit OWEN 1858 die Reptilnatur der Placodontier erkannte, wurde mehrfach der Versuch gemacht, diese Gruppe in das System der Reptilien einzordnen. Im folgenden soll eine kurze historische Übersicht gegeben werden.

1858 OWEN: Ähnlichkeit des Schädelbaus von Placodus mit den Nothosauriern.

1895 ZITTEL: Zuordnung zur O. Theromorpha aufgrund der "Zusammensetzung" des Schädels.

1902 JAEKEL: Gepanzerte Placodontier in ancestraler Stellung zu Schildkröten aufgrund der Panzerung und der Annäherung des Schädelbaus an den der Schildkröten.

1907 JAEKEL: Vorfahren der Placodontier unter den Synaptosauriern i.S. OSBORNS ("Typen mit einfachem Jochbogen"). Stellung der Placodontier etwa zwischen den Schildkröten einerseits ("Urzustände des Schildkrötenpanzers verständlich durch die homologen Bildungen von Placochelys") sowie den Nothosauriern andererseits (Gemeinsame Schädelmerkmale, Ähnlichkeiten im Bau der Hals- und Schwanzwirbel).

1912 BROILI: Schädel weist eher auf Verwandtschaft mit Sauropterygiern als mit Anomodontiern (Therapsida) hin (aufgrund des Schädelbaus, besonders der Schädelunterseite und der Schädelhinterseite sowie gewisser Ähnlichkeiten im Bau der Gehirnkapsel. Außerdem ähnliche platycoele Wirbel).

1918 ZITTEL: Placodontia als Anhang der Sauropterygier.

1924 BROOM: Placodontier sind hochspezialisierte "Proto-Schildkröten" (Vorhandensein von Zähnen und einem posttemporalen Bogen im Schädel sowie des sehr schildkrötenähnlichen Panzers).

1933 DREVERMANN: Placodontier sind Sauropterygier.

1938 F. v. HUENE: Placodontier und Sauropterygier lassen sich auf verschiedenen Wegen von Therapsiden herleiten (Verlust des Supratemporale bei Placodontiern und Therapsiden, Struktur des Placodontier-Unterkiefers dem Bauplan der Mandibel der jüngeren Therapsiden gleich. Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten von Placodontiern und Sauropterygiern bei Neuralbögen, Rippen, Clavicula und Ilium).

1943 F. v. HUENE: Placodontier und Sauropterygier sind nahe Verwandte mit verschiedener Biologie.

1956 F. v. HUENE: Placodontier sind am Ende der Permzeit aus noch nicht bekannten Übergangsformen zwischen Varanopsiden und Gorgonopsiden hervorgegangen.

1956 ROMER: Placodontier sind eine Unterordnung der Sauropterygia. (Primitive Mitglieder der Placodontier-Gruppe zeigen im postcranialen Skelett Ähnlichkeiten mit dem der Nothosaurier und in den noch ursprünglicheren Formen zeigt auch der Schädel grundlegende Merkmale der Sauropterygier).

1960 KUHN-SCHNYDER: Bau des Unterkiefers, Lage und Gestalt des Septomaxillare und der Besitz eines einzigen Coracoidalelementes im Schultergürtel sprechen dafür, daß die Placodontier weder mit den Therapsiden noch mit den Pelycosauriern direkt zu verbinden sind. Ihr Ursprung ist bei den frühen Captorhinomorpha zu suchen. Nach WATSONS Theorie (1957), wonach der grundlegende Unterschied zwischen Sauropsiden und Theropsiden im Mittelohr liegt, müssen die Placodontier zu den Theropsiden gestellt werden.

1964 KUHN-SCHNYDER: Keine verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Placodontiern und Sauropterygiern, da Sauropterygier ein diapsides Stadium durchlaufen haben, Placodontier aber euryapsid sind. Keine homologen Schläfenfenster.

1969 KUHN, O.: Die Gruppe hängt phylogenetisch noch völlig in der Luft, sie kann nirgends angeschlossen werden. Mit den Sauropterygia besteht keine Verwandtschaft. Eine Abstammung von Pelycosauriern und Captorhinomorphen ist abzulehnen; ein langer evolutiver Eigenweg ist anzunehmen, der Ausgangspunkt ist noch nicht ermittelt. Placodus und Paraplacodus kommen als Ahne der Cyamodontoidea und Henodontoidea nicht in Frage.

1980 KUHN-SCHNYDER: Keinerlei verwandtschaftliche Beziehungen zu den Sauropterygiern. Placodontier sind keine echten Euryapsida.

1981 CARROLL: Die spezifische Position der Placodontier bleibt ungelöst; Sauropterygier leiten sich von dem Hauptstamm der diapsiden Reptilien her.

VI.3. Diskussion

Daß die Placodontier weder Vorfahren der Schildkröten sind noch in einem sonstigen verwandtschaftlichen Verhältnis zu diesen stehen, ist in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen worden. Daß sie auch in keinem verwandtschaftlichen Verhältnis zu den Sauropterygiern stehen, ist in einigen Punkten ebenfalls schon angesprochen worden. Weitere wichtige Unterschiede zwischen Placodontiern und Sauropterygiern sind:

- Die Art der Rumpfwirbel-Gelenkung beider Ordnungen: Placodontier haben eine Hyposphen-Hypantrum-Gelenkung, Sauropterygier eine Zygosphen-Zygantrum-Gelenkung.
- Obgleich die untere Begrenzung der Schläfenfenster bei beiden Ordnungen übereinstimmt (Postorbitale und Squamosum), so sind diese doch nicht homolog (KUHN-SCHNYDER 1964, 1980), denn Placodontier sind echte Euryapsida, Sauropterygier dagegen primär diapsid.

In einem Punkt muß ich KUHN-SCHNYDER (1980) widersprechen: Er hält die Placodontier für keine echten Euryapsida, da an der Begrenzung der Schläfenöffnung Postorbitale und Quadratojugale beteiligt seien. Seine Abbildung des Schädels von Placochelys (1980, S. 164, Fig. 9.6) entspricht jedoch nicht dem Original von JAEKEL (1907). Nach JAEKEL findet die untere Begrenzung des Schläfenfensters von Placochelys durch Postorbitale und Squamosum statt, wie bei allen anderen Placodontiern. Nach der Definition der Euryapsida (COLBERT 1955) als Reptilien mit einer oberen Schläfenöffnung, die unten von Postorbitale und Squamosum begrenzt wird, sind die Placodontier echte Euryapsida.

Eine der Theorien F. v. HUENES' (1938, 1943), die die Herleitung der Placodontier von den Therapsiden belegen sollen, basiert auf der Gestaltung des Unterkiefers, vornehmlich in der Gemeinsamkeit eines ausgeprägten Kronfortsatzes. Abgesehen davon, daß dieser bei den (jüngeren) Therapsiden ausschließlich vom Dentale gebildet wird, bei den Placodontiern aber entweder von Dentale und Coronoid oder ausschließlich vom Coronoid, ist der hohe Kronfortsatz bei den Placodontiern ein sekundär erworbenes Merkmal - im Zusammenhang mit der durophagen Ernährungsweise. Diese erfordert eine kräftige Adduktoren-Muskulatur und damit einen großen Ansatzbereich am Unterkiefer (s. Kap. V). Insofern sind die hohen Kronfortsätze bei Therapsiden und Placodontiern konvergent entstandene Merkmale.

Am Beispiel der ungepanzerten Gattung Paraplacodus ist nachvollziehbar, daß der hohe Kronfortsatz der Placodontier ein apomorphes (= abgeleitetes) Merkmal darstellt: Sein Unterkiefer trägt einen im Verhältnis zu den übrigen Placodontiern noch relativ niedrigen Kronfortsatz, der vermutlich ebenfalls hauptsächlich vom Dentale gebildet und zu einem kleinen Teil vom Coronoid überlagert wird. Da Paraplacodus wohl den bisher "ursprünglichsten" Vertreter der Placodontier verkörpert, ist ein primär niedriger Coronoidfortsatz in der Placodontierreihe anzunehmen.

IV.4. Die Suche nach dem nächsten Verwandten

Die hohe Anzahl der Präsacralwirbel der ungepanzerten Placodontier, die allgemein hohe Zahl der Sacralwirbel (3), die (noch) existierende Verbindung von Sacralregion und Becken sowie die terrestrischen Extremitäten weisen darauf hin, daß der unbekannte Placodontier-Vorfahr unter einer der 4 Unterklassen permischer Landreptilien zu finden ist:

1. U.-Kl. Anapsida ohne Schläfenfenster
2. U.-Kl. Synapsida mit unterem Schläfenfenster, oben begrenzt von Postorbitale und Squamosum. Der Jochbogen besteht aus Squamosum und Jugale.
3. U.-Kl. Euryapsida mit oberem Schläfenfenster, das unten von Postorbitale und Squamosum begrenzt wird.
4. U.-Kl. Diapsida mit zwei Schläfenfenstern.

Für das phylogenetisch wichtigste Merkmal halte ich die Lage und Begrenzung der Schläfenfenster im Schädel. Nach dieser Argumentation scheiden die Anapsida, Diapsida und Synapsida aus der engeren Wahl aus. Die Merkmale des postcranialen Skelettes rechtfertigen auch dann nicht eine verwandtschaftliche Zuordnung der Placodontia zu diesen Unterklassen, wenn man den Schädel unberücksichtigt läßt. So bleiben die permischen Euryapsida übrig, die die Lücke zwischen den mutmaßlich ancestralen captorhinomorphen Cotylosauria (ROMER 1956) und den ersten Placodontiern in der Trias schließen könnten:
Bereits ROMER (1956, S. 652 ff.) mißt den Protorosauria (Araeoscelis und seinen Verwandten) größere phylogenetische Bedeutung zu: Er vertritt die Theorie, daß die Protorosauria den Sauropterygiern den Weg bereitet haben, die nach ROMERS Systematik Nothosaurier, Plesiosaurer und Placodontier einschließen. Inzwischen sind die Placodontia als eigenständige

Ordnung von den Sauropterygia abgetrennt worden (vgl. KUHN-SCHNYDER 1964, 1980). Aufgrund der Theorie KUHN-SCHNYDERS (1980), daß Sauropterygier ursprünglich diapsid waren, können die euryapsiden Protorosaurier nicht deren Vorfahren sein. O. KUHN (1969) diskutiert das System von ROMER (1956); er hält die Euryapsida und Protorosauria für künstliche Einheiten. Zu der ROMER'schen Subordo Araeoscelidia zählt KUHN nur noch die Familie Araeoscelidae. Es ist vor allem die Gattung Araeoscelis, die uns interessieren soll: Eine eidechsenähnliche terrestrische Form, mit der im Perm die Überlieferung der O. Protorosauria i.S. ROMERS beginnt. Araeoscelis hat einen euryapsiden Schädel (KUHN 1969, S. 20, Abb. 8.2.). Die Wange ist hoch und breit mit ausgedehntem Squamosum wie bei den Placodontiern. Der Araeoscelis-Schädel entspricht einem leicht abgewandeltem Captorhinomorphen-Schädel. Ursprünglich ist das noch vorhandene Supratemporale, das langgezogene Lacrimale, die sehr kleinen Praemaxillaria und die weit vorn gelegenen Choanen. Die Schnauze ist gegenüber den Captorhinomorpha leicht verschmälert. Die Zähne sind nicht übermäßig zahlreich; sie sind kegelförmig mit leicht abgestumpfter Spitze. Der Gaumen ist bezahnt und kinetisch.

Die für die Placodontier plesiomorphen Schädel-Merkmale (vgl. Kap. VI.1.) sind bei Araeoscelis alle vorhanden. Abweichungen gibt es nur im postcranialen Skelett: Sie betreffen den Schultergürtel - Araeoscelis hat zwei Coracoide, Placodontier nur eines - sowie die Zahl der Sacralwirbel: Placodontier haben drei Sacralwirbel, Araeoscelis nur zwei. Gastralrippen sind bisher bei Araeoscelis noch nicht nachgewiesen (KUHN 1969, S. 22). Allein vom postcranialen Skelett ausgehend wäre aufgrund zahlreicher Unterschiede eine Verbindung zwischen Protorosauriern und Placodontiern nicht gerechtfertigt. Die erwähnten Unterschiede im Schädel hingegen - Kinetik des Gaumens, Vorhandensein von Lacrimale und Supratemporale sowie die kleinen Praemaxillara - stellen für die Protorosauria ursprüngliche Merkmale dar, die von den Placodontiern nicht übernommen werden. Die wichtigen Synapomorphien im Schädel jedoch - vor allem gleiche Lage und Beschaffenheit des Schläfenfensters - weisen auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Araeoscelidae und den Placodontiern hin. Da bei den Araeoscelidae nur ein Teil der synapomorphen Merkmale (vgl. Kap. VI.1.: Plesiomorphe Merkmale der Placodontia) der Placodontier-Linie vorliegt, können wir feststellen, daß es sich bei den Araeoscelidae um ein Stammgruppen-Mitglied der Placodontier handelt, nicht aber um den Stammgruppen-Vertreter.

VII. Zusammenfassung

Die Placodontier sind eine Gruppe aquatisch spezialisierter Reptilien, die in der Trias die Tethys und ihre Randmeere bewohnten - mit Ausnahme der süßwasserbewohnenden Gattung Henodus. Die geographische Verbreitung der Placodontier erstreckt sich von Europa bis Israel, das stratigraphische Vorkommen umfaßt den Bereich vom oberen Buntsandstein bis zum Rät. Ihren Namen verdanken die Placodontier den charakteristischen Knackzähnen, mit denen sie hartschalige Organismen zerkleinerten. Die Ordnung läßt sich in die 2 Großgruppen der gepanzerten und ungepanzerten Placodontier unterteilen: Die ungepanzerten Placodontier umfassen bisher 2 Gattungen, der umstrittene Helveticosaurus wird hier aus der Ordnung ausgeschlossen. Der bisher bekanntere ungepanzerte Placodontier ist Placodus gigas AGASSIZ 1833. Er war Bewohner der flachmarinen Bereiche des germanischen Muschelkalks und ernährte sich von benthonischen Organismen, die er mit seinen Greifzähnen vom Untergrund loslöste. Sein Rumpf ist langgestreckt und stromlinienförmig, mit dreieckigem Querschnitt und abgeflachter Bauchseite. Die Beweglichkeit der präsacralen Wirbelsäule ist eingeschränkt, so daß der Rumpf ziemlich starr ist. Placodus war ein guter und ausdauernder axialer Schwimmer. Der Schwimmantrieb lag im langen, kräftigen Schwanz, die Beweglichkeit ging von der Sacralregion aus ("axial-subundulatorischer" Lokomotionstyp). Der Schwanz läßt sich analog zu den Krokodilen in 3 Funktionseinheiten unterteilen. Die Extremitäten sind nicht zu Flossen umgewandelt, sondern immer noch die eines terrestrischen Reptils, wenn auch verhältnismäßig kurz und schwach. Während des Schwimmens dienten sie zur Steuerung oder blieben passiv an den Körper angelegt. Bei der Nahrungssuche wurden sie zum Bodenlaufen auf dem Meeresgrund eingesetzt, wobei der Antrieb in der kräftigeren Hinterextremität lag. Die Fortbewegung an Land war unbeholfen, wohl mehr ein Vorwärtsschieben als ein hochbeiniges Gehen, da der dorsale Anteil am Ilium reduziert ist.

Ein spezialisierter Vertreter der gepanzerten Gruppe, die derzeit etwa acht Gattungen umfaßt, ist Henodus chelyops HUENE 1936. Er ist der einzige Süßwasserbewohner unter den Placodontiern und eine endemische Form aus dem mittleren Keuper von Württemberg. Die bisherige stratigraphische Einordnung in die mittleren grauen Estherienschichten wird in die oberen bunten Estherienschichten verlegt. Henodus hat unter den gepanzerten Placodontiern eine Sonderstellung, da er im Zusammenhang mit seiner besonderen Ökologie morphologische Änderungen aufweist. Sein Panzer ist schild-

kröten-ähnlich, dorsal kräftig, ventral schwach, abgeflacht und an den Seiten flügelartig verbreitert, wodurch er breiter als lang ist. Es werden jedoch - im Gegensatz zu den Schildkröten - keine Schultergürtel- oder Wirbel-Elemente in den Panzer eingebaut. Die Aussparungen für die Vorderextremitäten sind klein, Hals- und Beckenausschnitte groß. Das Becken liegt frei. Die Extremitäten sind klein und schwach, aber nicht zu Flossen umgewandelt. Sie dienen sowohl zur schwerfälligen Fortbewegung auf dem Lande als auch auf dem Grunde der Gewässer. Der lange gepanzerte Schwanz dient nicht zur Lokomotion, sondern vermutlich als unterstützendes Organ bei der Kopulation; die für die Schwanzlokomotion wichtige Caudalmuskulatur ist auf die Einfachfunktion als Oberschenkel-Retraktor reduziert.

Henodus hatte im hinteren Kieferbereich nur 4 Zähne; die Kieferränder sind mit Hornschneiden besetzt, mit denen das Tier praktisch jede Nahrung zerkleinern konnte. Henodus lebte vorwiegend in festländischen Seen und Tümpeln und ernährte sich von Pflanzen, Mollusken sowie wohl auch von Fischen: Gelegentlicher Beutefang - als Lauerräuber auf dem Grunde der Gewässer verharrend - ist denkbar.

Der Schädelbau der Placodontier ist geprägt durch ihre durophage Ernährungsweise: Der Gaumen ist akinetisch, die Wange breit und hoch. Der Kronfortsatz am Unterkiefer ist kräftig und ragt weit in den Oberschädel hinauf. Er dient zum Ansatz der kräftigen Kieferadduktoren-Muskulatur. Der Schädel der ungepanzerten Placodontier ist hoch, lang und schmal, im Kiefer sitzen bis zu 46 Zähne. Der Schädel der gepanzerten Placodontier ist etwas flacher und kürzer mit verbreitertem Hinterhaupt. Die Anzahl der Zähne sowie die Greifzähne werden reduziert und - zumindest bei Henodus nachweisbar - durch Hornschneiden ersetzt. In Zusammenhang mit der sich ändernden Morphologie wandert die Adduktoren-Muskulatur des Kiefers teilweise auf das sich öffnende und seitlich verlängernde Hinterhaupt aus. Kiefermechanische Untersuchungen zeigen, daß Horizontalbewegungen des Unterkiefers bei Placodontiern ausgeschlossen sind; die Abnutzungsfacetten auf den Knackzähnen entstehen daher nicht durch mahlende Kaubewegungen, sondern durch sukzessives Abbrechen des Schmelzes und damit einhergehenden Abrieb des Dentins. Placodus und Henodus bissen gleichseitig mit symmetrischer Muskelaktivität, Placochelys ging aus kiefermechanischen Gründen vermutlich zu unilateralem Beißen bei symmetrischer Muskelaktivität über.

Das Gebiß der Placodontier ist ein kombinierter Apparat zum Greifen und Quetschen. Der hinterste Zahn im Kiefer ist der größte und kräftigste; hier liegt der stärkste Bißpunkt. Die Schmelzschicht wird bis zu 2 mm dick (Spitze von Greifzahn/Placodus), die Schmelzklappe ist skulptiert. In allen untersuchten Kiefern sind 2 Zahngenerationen zu beobachten, d.h., es existiert ein lebenslanger Zahnaustausch. Anhand juveniler und adulter Cyamodus-Schädel kann man eine ontogenetische Reduktion der Zahnzahl bei gleichzeitiger Vergrößerung der restlichen Zähne feststellen. Durophage Quetschzähne sind bereits in einer sehr frühen Zahngeneration vorhanden, daher fällt ihnen taxonomische Bedeutung zu.
Seit OWEN 1858 die Reptilnatur der Placodontier erkannte, wurde mehrfach der Versuch gemacht, diese Gruppe ins System der Reptilien einzuordnen. U.a. wurden sie in verwandtschaftliche Beziehungen zu Schildkröten, Sauropterygiern und Therapsiden gestellt; diese Theorien sind inzwischen widerlegt.
Helveticosaurus zollingeri PEYER 1955 aus der alpinen Trias besitzt keines der Merkmale, die hier als autapomorph für die Ordnung Placodontia erkannt wurden und muß daher aus dieser Ordnung herausgenommen werden. Die systematische Position von Helveticosaurus bleibt unklar.
Die ungepanzerten Placodontiergattungen stehen dem Placodontier-Vorfahr noch am nächsten. Die Entwicklung der Panzerung fand erst nach der Spezialisation der Pflasterzähne statt. Es wird angenommen, daß sich die Panzerung innerhalb der Placodontier nur einmal entwickelte, folglich stellen die gepanzerten Placodontier innerhalb der Ordnung Placodontia eine monophyletische Gruppe dar.
Die Placodontier bewahren im Körperbau ihr terrestrisches Erbe; ihr Vorfahr ist wahrscheinlich unter den permischen Landreptilien zu suchen: Wegen des im postcranialen Skelett unvollständigen Fossilberichtes dient der Schädel der Placodontier als wichtigstes phylogenetisches Merkmal: Die Placodontier sind echte Euryapsida mit einer oberen Schläfenöffnung, die unten von Postorbitale und Squamosum begrenzt wird. Aufgrund des Baues der Schläfenregion kommen als nächste Verwandte nur die Araeoscelidae in Frage, eine Familie eidechsenähnlicher terrestrischer Reptilien, mit denen im Perm die Überlieferung der Ordnung Protorosauria i.S. ROMERS beginnt. Es ist die Gattung Araeoscelis WILLISTON 1910, die hier interessiert: Araeoscelis gehört zu den Euryapsida, der Schädel entspricht einem leicht abgewandelten Captorhinomorphen-Schädel; die Wange ist breit und hoch

mit ausgedehntem Squamosum wie bei den Placodontiern. Die zahlreichen Zähne sind kegelförmig mit abgestumpfter Spitze. Allein vom postcranialen Skelett ausgehend wäre aufgrund zahlreicher Unterschiede eine Verbindung zwischen Protorosauriern i.S. ROMERS und Placodontiern nicht gerechtfertigt. Die wichtigen Synapomorphien im Schädel weisen jedoch auf verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Araeoscelidae und Placodontiern hin. Damit sind die Araeoscelidae die nächsten Verwandten unter den bisher bekannten Reptilien, ohne daß bisher gesagt werden kann, ob sie einem Vorfahren- oder Schwestergruppen-Verhältnis zu den Placodontiern stehen.

Literatur:

AGASSIZ, L. (1833): Recherches sur les poissons fossiles. - 1: Text; Neuchâtel.

- (1833-45): Recherches sur les poissons fossiles. - 2: Atlas, Taf. 70, Fig. 1-7; Neuchâtel.

ALEXANDER, R. Mc N. (1968): Animal mechanics, 346 S., Sidgwick & Jackson; London.

BARTHOLOMEW, G. A., BENNETT, A. F. & DAWSON, W. R. (1976): Swimming, diving and lactate production of the marine iguana, Amblyrhynchus cristatus. - Copeia, 4: 709-720, 6 Abb., 6 Taf.; Washington.

BENNETT, A. F., DAWSON, W. R. & BARTHOLOMEW, G. A. (1975): Effects of activity and temperature on aerobic and anaerobic metabolism in the Galapagos marine iguana. - J. comp. Physiol., 100 (4): 317-329, 5 Abb., 2 Tab.; Berlin.

BRAUN, J. & REIF, W.-E. (1982): A new terminology of aquatic propulsion in vertebrates. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh., 164, 1/2: 1-305, 2 Abb., Stuttgart.

BROILI, F. (1912): Zur Osteologie des Schädels von Placodus. - Palaeontogr. 59: 147-155, 1 Taf., 4 Abb.; Stuttgart.

BROOM, R. (1824): On the classification of the reptiles. - Bull. Amer. Mus. natur. Hist., 2, Art. II: 39-65; New York.

BROTZEN, F. (1957): Stratigraphical studies on the Triassic vertebrate fossils from Wadi Raman, Israel. - Arkiv Min. Geol., 2: 191-217, 7 Taf., 5 Abb.; Stockholm, Göteborg, Uppsala.

CARROLL, R. L. (1981): Plesiosaur ancestors from the upper Permian of Madagaskar. - Phil. Trans Roy. Soc., 239 (B): 315-383, 32 Abb.; London.

COLBERT, E. H. (1955): Evolution of the Vertebrates. - 510 S., J. Wiley & Sons, New York.

DE MAR, R. & BARGHUSEN, H. R. (1972): Mechanics and evolution of the synapsid jaw. - Evolution, 26: 622-637; 13 Abb.; Lancaster.

DREVERMANN, F. (1915): Über Placodus. - Cbl. Min. Geol. Pal.: 402-405; Stuttgart.

- (1922): Das Skelett der Placodontier. - Palaeont. Z., 4: 98-104; Berlin.

- (1924): Schädel und Unterkiefer von Cyamodus. - Abh. Senckenberg, Naturforsch. Ges., 38/4: 291-309, Taf. 23, 2 Abb.; Frankfurt a.M.

- (1933): Das Skelett von Placodus gigas AGASSIZ im Senckenberg-Museum. Die Placodontier. 3. - Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges., 38/4, 2. Teil: 321-364, 16 Taf., 11 Abb.; Frankfurt a.M.

DRUZINSKY, R. E. & GREAVES, W. S. (1979): A model to explain the posterior limit of the bite point in the reptiles. - J. Morph., 160: 165-168, 2 Abb.; Philadelphia.

DULLEMEIJER, P. (1974): Concepts and approaches in animal morphology. - 264 S., Van Gorcum & Comp. B.V.; Assen, Niederlande.

ETZOLD, A., HAHN, W. & KOERNER, U. (1975): Keuper, Jura und Tertiär in Bohrungen der Planungsgemeinschaft BN-Stollen zwischen Bodensee und Neckar. - Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, 17: 1-255, 13 Abb., 1 Taf.; Freiburg.

FISCHER, W. (1959): Neue Funde von Henodus chelyops v. HUENE im Tübinger Gipskeuper. - N. Jb. Geol. Paläont., Mh.: 241-247, 3 Abb.; Stuttgart.

FRAZETTA, T. H. (1968): Adaptive problems and possibilities in the temporal fenestration of tetrapod skulls. - J. Morph., 125: 145-158; 7 Abb.; Philadelphia.

FREY, E. (1982): Der Bau des Bewegungsapparates der Krokodile und seine Funktion bei der aquatischen Fortbewegung. - Dipl.-Arb., Univ. Tübingen, 204 S., 48 Abb., 4 Tab., Tübingen.

GANS, C. & BOCK, W. J. (1965): The functional significance of muscle architecture. - - a theoretical analysis. -- Ergeb. Anat. u. Entwickl.-Gesch., 38: 115-142; Berlin.

GANS, C. & HUGHES, G. M. (1967): The mechanism of lung ventilation in the tortoise Testudo graeca Linnê. - J. exp. biol., 47: 1-20; Cambridge.

GAUNT, A. S. & GANS, C. (1969): Mechanisms of respiration in the snapping turtle Chelydra serpentina (Linnê). - J. Morph., 128: 197-220, 16 Abb., 3 Taf.; Philadelphia.

GREGORY, W. K. & ADAMS, L. A. (1915): The temporal fossa of vertebrates in relation to jaw muscles. - Science, n.s., 41: 763-765; Washington.

GREOGRY, W. K. & CAMP, C. L. (1918): Studies in comparative myology and osteology. - Nr. 3/15. - Bull. Amer. Mus. natur. Hist., 38: 447-563, Taf. 39-50; New York.

GRZIMEK, B. (1980): Grzimeks Tierleben - Enzyklopädie des Tierreiches - Kriechtiere. - dtv, 6: 609 S.; München und Zürich.

HAAS, G. (1969): The armour of placodonts from the Muschelkalk of the Wadi Ramon (Israel). - Israel J. Zool., 18: 135-147, 2 Taf., Jerusalem.

HAAS, G. (1975): On the placodonts of the Wadi Ramon on area Muschelkalk. - Coll. intern. C.N.R.S., 218 (Problèmes actuels de Paléontologie - évolution des Vertébrés): 451-456, 3 Taf., Paris.

HAINES, R. W. (1935): Some muscular changes in the tail and thigh of reptiles and mammals. - J. Morph., 58: 355-383; 4 Abb.; Philadelphia.

HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. - 370 S., Deutscher Zentralverlag; Berlin.

HIGGINS, P. J. & RAND, C. S. (1974): A comparative immunochemical study of the serum proteins of several Galapagos iguanids. - Comp. Biochem. Physiol. (A): 49/2: 347-355, 4 Abb.; Oxford.

HIGGINS, P. J., RAND, C. S. & HAYNES, J. L. (1974): Galapagos iguanas: Amblyrhynchus and Conolophus serum protein relationships.- J. exp. Zool., 189: 255-260, 2 Abb.; Cambridge, Mass.

HIGGINS, P. J. & RAND, C. S. (1975): Comparative immunology of Galapagos iguana hemoglobins. - J. exp. Zool., 193 (3): 391-397; Cambridge, Mass.

HOWELL, A. B. (1941): The femoral trochanters. - Papers on Mammalogy. - Zool. Ser. Field Mus. natur. Hist., 27: 279-291; USA.

HUENE, E. v. (1949): Studie über die Umwandlung des Landfußes in den Schwimmfuß bei Sauropterygiern und Placodontiern, gezeigt an der Vorderextremität. - N. Jb. Min., Abh., 90, Abt. B: 96-162; Stuttgart.

HUENE, F. v. (1931): Ergänzungen zur Kenntnis des Schädels von Placochelys und seiner Bedeutung. - Geol. Hungarica, ser. palaeont., 9: 1-18, 3 Taf.; Budapest.

- (1936): Henodus chelyops, ein neuer Placodontier. - Palaeontogr., 84, A: 99-148, 5 Taf., 8 Abb.; Stuttgart.

- (1936): Der dritte Henodus. - Ergänzungen zur Kenntnis des Placodontiers Henodus chelyops HUENE. - Palaeontogr., 89, A: 14-114, 2 Taf., 6 Abb.; Stuttgart.

- (1943): Fragmenta Sauropterygiana. - N. Jb. Min. Geol. Paläont., 10 (B): 248-255, 2 Abb.; Stuttgart.

- (1949): Eine biologische Museumsaufstellung von Placodus in Tübingen. - N. Jb. Min., Mh., B, 1-3: 76-80; Stuttgart.

- (1956): Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. - VEB Gustav Fischer Verlag, 716 S., 690 Abb.; Jena.

- (1958): Nachträge zur Kenntnis von Henodus chelyops aus dem Tübinger Gipskeuper. - Palaeontogr., 110, A: 165-169, 1 Taf., 3 Abb.; Stuttgart.

- (1959): Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. - Nachträge und Ergänzungen. - 58 S., 19 Fig., VEB Gustav Fischer Verlag; Jena.

JAEKEL, O. (1902): Über Placochelys n.g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten. - N. Jb. Min. Geol. Paläont., 1: 127-144, 1 Taf., 1 Abb.; Stuttgart.

- (1907): Placochelys placodonta aus der Obertrias des Bakony. - Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, 1 (1), Paläontol. Anh., 90 S., 10 Taf., 50 Abb.; Budapest.

- (1918): Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. II. Testudinata. - Paläont. Z., 2: 88-124; Berlin.

KÜHNKE, R. (1982): Zur Schwimmweise der Mosasaurier. - Dipl.-Arb., Univ. Tübingen, 65 S., 22 Abb., 1 Tab., Tübingen.

KUHN, O. (1933): Placodontia. - Foss. Cat. I: Animalia, 62: 15 S.; Berlin.

- (1961): Placodontia. - Foss. Cat. I, Suppl 1/98: 47 S., 5 Taf., 's Gravenhage; Berlin.

(1969): Subclassis Placodontomorpha KUHN 1968 in: Handbuch der Paläoherpetologie, 9: 7-19, Abb. 3-7, Gustav Fischer Verlag; Stuttgart, Portland/USA.

(1969): Subclassis Araeoscelomorpha KUHN 1968 in: Handbuch der Paläoherpetologie, 9: 19-27, Abb. 8-12, Gustav Fischer Verlag; Stuttgart, Portland/USA.

- (1971): Die Saurier der deutschen Trias. - 105 S., 52 Abb., Verlag Gebr. Geiselberger; Altötting.

KUHN-SCHNYDER, E.(1959): Über das Gebiß von Cymodus. - Vjschr. Naturforsch. Ges., 104: Festschrift Steiner, 174-188, 1 Taf., 3 Abb.; Zürich.

- (1964): Die Wirbeltierfauna der Trias der Tessiner Kalkalpen. - Geol. Rdsch., 53 (1): 393-412; Stuttgart.

- (1965): Der Typus-Schädel von Cyamodus rostratus (MUENSTER 1839). - Senck. Leth., 46a (Weiler-Festschr.): 257-289, 6 Abb., Taf. 16-18; Frankfurt a.M.

- (1974): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. - Neujahrsbl. Naturforsch. Ges. Zürich, 119 S., 85 Abb., 5 Tab., Kommissionsverlag Leemann AG; Zürich.

- (1980): Observations on temporal openings of reptilian skulls and the classification of reptiles. - In: JACOBS, L. L. (ed.): Aspects of vertebrate history: 153-175, Abb. 9.1-9.11., Museum of northern Arizona Press; USA.

MAZIN, J. M. (1980): Les Ichthyopterygia du Trias du Spitzberg-Anatomie, Phylogenie, Systematique, Biogéographie, Tome I,II; Thèse, Diplome de Docteur de 3ème Cycle, L'Université Pierre et Marie Curie; Paris VI.

MEYER, H. v. (1863): Die Placodonten, eine Familie von Sauriern der Trias. - Palaeontogr., 11/1, 2: 175-221, Taf. 23-32; Kassel.

MYNARSKI, M. (1980): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. - Palaeontogr., Suppl., 8/2, B: 1-35, 5 Taf., 18 Abb.; Stuttgart.

NOBILING, G. (1977): Die Biomechanik des Kieferapparates beim Stierkopfhai (Heterodontus portusjacksoni = Heterodontus philippi). - Erg. Anat. Entwickl.-Gesch., 52/6: 52 S., 25 Abb., Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg, New York.

OSTROM, J. H. (1964): A functional analysis of jaw mechanics in the dinosaur Triceratops. - Postilla, Yale Peabody Museum, 88: 1-35; New Haven.

OWEN, R. (1958): Description of the skull and teeth of the Placodus laticeps OWEN, with indications of other new species of Placodus, and evidence of the saurian nature of that genus. - Phil. Trans. Roy. Soc. London, 148: 169-184, Taf. 9-11, 2 Abb.; London.

PEYER, B. (1932): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. - III. Placodontia. - Abh. Schweiz. Palaeontol. Ges., 51, 1-25, Taf. 15-17, 5 Fig.; Basel.

- (1935): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. - VIII. Weitere Placodontierfunde. - Abh. Schweiz. Palaeontol. Ges., 55: 1-26, Taf. 42-46, 4 Abb.; Basel.

- (1955): Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. - VIII. Helveticosaurus zollingeri n.g.n.sp. - Schweiz. Palaeont. Abh., 72: 1-50, 5 Taf., 12 Abb.; Basel.

PEYER, B. (1968): Comparative Odontology. (Ed. R. ZANGERL). - 347 S., 220 Abb., 96 Taf., Univ. Chicago Press, Chicago, London.

PFEIFFER, W. (1915): Über den Gipskeuper im nordöstlichen Württemberg. - Diss. Tübingen, 67 S.; Stuttgart.

PINNA, G. (1982): Recenti ricerche sui rettili Placodonti. - In: E. Montanaro Gallitelli (ed.): Palaeontology, Essential of Historical Geology (Proc. of an Intern. Meeting, Venice). STEM Mucchi Press: 481-493; 6 Abb.; Modena.

POUGH, F. H. (1979): Mesozoic reptiles. - In: McFARLAND, W., POUGH, F. H., CADE, T. H. & HEISER, J. B. (1979): Vertebrate life. - 875 S., Macmillan Publishing Co., Inc. und Collier Macmillan Publisher; New York, London.

PREUSCHOFT, H., REIF, W.-E. & MÖLLER, W. H. (1974): Funktionsanpassungen in Form und Struktur an Haifischzähnen. - Z. Anat. Entwickl.-Gesch., 143: 315-344, 19 Abb.; Stuttgart.

REIF, W.-E. (1975): Lenkende und limitierende Faktoren in der Evolution. - Acta Biotheoretica, 24/3-4: 136-162; Leiden.

REIF, W.-E. (1981): Biophysik und Morphologie schneller Schwimmer. - In: REIF, W.-E. (ed.): Paläontologische Kursbücher, 1, Funktionsmorphologie; 233-259, Paläont. Ges. (Selbstverlag); München.

REIFF, W. (1937): Ergebnisse der Grabung des Geologisch-Paläontologischen Universitäts-Instituts bei Tübingen-Lustnau im oberen Gipskeuper. - Cbl. Min., B. 12; 530-546; Stuttgart.

- (1938): Obere Bunte Estherienschichten, Schilfsandstein und Dunkle Mergel im mittleren Württemberg. - Diss. Univ. Tübingen, 200 S., 16 Taf.; Tübingen.

- (1942): Ergänzungen zum Panzerbau von Henodus chelyops v. HUENE. - Palaeontogr., A. 94/1-2: 31-42, 5 Abb., 1 Beil.; Stuttgart.

RIEPPEL, O. (1981): Die Funktion des Kragens der Ceratopsia. - In: REIF, W.-E. (ed.): Paläontologische Kursbücher, 1: Funktionsmorphologie, Paläont. Ges. (Selbstverlag); München.

RIEPPEL, O. & GRONOWSKI, R. W. (1981): The loss of the lower temporal arcade in diapsid reptiles. - Zool. J. Linnean Soc., 72: 6 Abb.; London.

ROBINSON, J. A. (1975): The locomotion of plesiosaurs.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 149: 286-332; Stuttgart.

ROMER, A. S. (1922): The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. - Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 46: 517-606, Taf. 27-46; New York.

- (1942): The development of tetrapod limb musculature - the thigh of Lacerta. - J. Morph., 71: 251-298; Philadelphia.

- (1956): Osteology of the reptiles. - 772 S., 248 Fig., Univ. Chicago Press; Chicago & London.

WALKER, W. F. jr. (1973): The locomotor apparatus of Testudines. - In: GANS, C.: Biology of the Reptilia, 4 (D): 1-100, 31 Abb., Academic Press; London, New York.

WATSON, D.M.S. (1957): On Millerosaurus and the early history of the sauropsid reptiles. - Philos. Trans. Roy. Soc. London, 240: 325-400, 23 Textfig.; London.

WEISS, W. (1954): Zur Frage der Muschelkalk-Obergrenze bei Bayreuth.- Erlanger geol. Abh., 10: 1-19, 3 Abb., 2 Taf.; Erlangen.

WILD, R. (1972): Die Wirbeltierfaunen der fränkischen und südalpinen Mitteltrias (ein Vergleich). - Z. Deutsch. Geol. Ges., 123: 229-234. 1 Tab.; Hannover.

SANZ, J. L. (1980): Algunas precisiones morfofuncionalesen Nothosauria y Pachypleurosauria (Sauropterygia, Reptilia). - Estudios geol., 36: 421-426; Madrid.

SCHMIDT, W. J. (1949): Ober den Zahnschmelz der Placodontier. - Z. Zellforsch. mikr. Anat., 34, 1: 78-86, 2 Abb.; Berlin.

SCHUBERT-KLEMPNAUER, H. (1975): Macroplacus raeticus n.g.n.sp. - ein neuer Placodontier aus dem Rät der Bayrischen Alpen. - Mittl. bayer. Staatsammlg. Paläont. hist. Geol, 15: 33-55, 8 Abb., 2 Taf.; München.

SEELEY, H. G. (1894): On the Theriodontia. - Phil. Trans. R. Soc. London, 185: 103; London.

SPINAR, Z. V. & BURIAN, Z. (1978): Leben in der Urzeit. - 228 S., Verlag Werner Dausien; Hanau.

STARCK, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage, 2: 776 S., 567 Abb., Springer-Verlag; Heidelberg, New York.

SZALAI, T. (1932): Biomechanische Untersuchungen am Schultergürtel der Testudinaten. - Ann. Naturhist. Mus., 46: 157-163; Wien.

ZAPFE, H. (1960): Placochelys, ein eigenartiges Meeresreptil in der alpinen Obertrias. - Veröff. naturhist. Museum 3, n.F.; Wien.

ZIEGLER, P. A. (1982): Geological Atlas of Western and Central Europe. - Shell internationale Petroleum Maatschappij B.V.

ZITTEL, K. A. (1895): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). - 971 S., 2048 Abb., Verlag R. Oldenbourg,München und Leipzig.

- (1918): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) - 2. Vertebrata. - Neubearb. von F. BROILI und M. SCHLOSSER. 3. verm. u. verb. Aufl. Abt. 2: 675 S., 769 Abb., Verlag R. Oldenbourg; München und Berlin.

ZUG, G. R. (1971): Buoyancy, locomotion, morphology of the pelvic girdle and hindlimb, and systematics of cryptodiran turtles. - Miscell. Publ., 142: 1-98, Museum of Zoology; University of Michigan.

Dank

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des SFB 53 "Palökologie" im Projektbereich D ("Konstruktionsmorphologie") innerhalb des Teilprojektes D 50 mit finanzieller Unterstützung der DFG durchgeführt, der ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

Besonders herzlich danke ich Prof. F. WESTPHAL und Privatdozent Dr. habil. W.-E. REIF für die Betreuung und Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit.

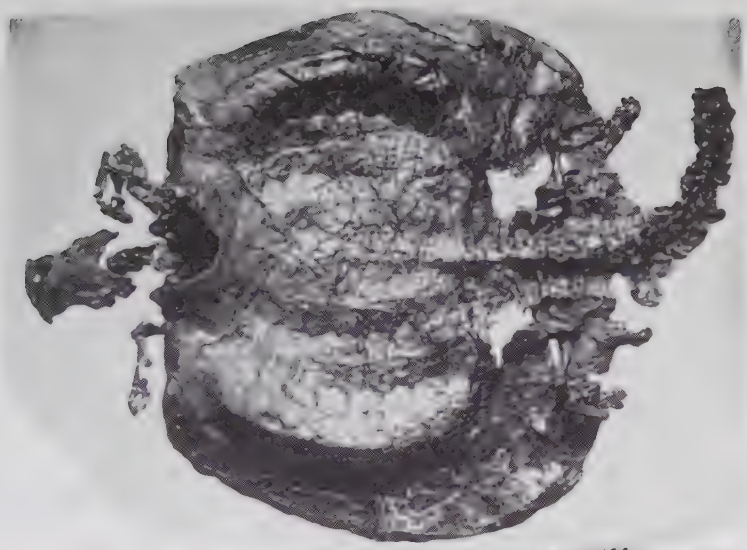
Für das Überlassen von Material sowie für ihre Hilfsbereitschaft bin ich Dr. P. WELLNHOFER (BSP), Dr. K. KLEMMER und Dr. G. PLODOWSKI (SMF), Dr. R. WILD (SMNS), Dr. W. v. KOENIGSWALD (HIMD), Dr. N. VAVRA (NMW), Dr. K. A. HÜNERMANN (PIUZ), Prof. E. TCHERNOV (ZIUJ) sowie Herrn H. HAGDORN (Künzelsau) und Herrn M. WILD (Kulmbach) zu großem Dank verpflichtet. Prof. EIBL-EIBESFELDT (Max-Planck-Inst./Seewiesen) möchte ich dafür danken, daß er mir 3 juvenile Galapagosechsen zur Sektion zur Verfügung stellte. Insbesondere Herrn U. GANSLOSSER (Zool. Inst. Univ. Heidelberg) danke ich für seine wertvollen Anregungen und für die Benutzung der Film- und Zeichen-Anlage. Im Hause danke ich besonders Herrn H. LUGINSLAND für die Nachpräparation der Henodus-Skelette, Herrn W. WETZEL für das Anfertigen von Photoarbeiten, Herrn H. VOLLMER für seine Anregungen bei der Zeichenarbeit sowie Herrn H. HÜTTEMANN für die Raster-Elektronenmikroskopischen Aufnahmen. Dipl.-Biol. E. FREY, Dr. R. MARLOW und Dipl.-Geol. W. WILLE (Tübingen) danke ich für ihre Diskussionsbereitschaft. Nicht zuletzt sei herzlich den zahlreichen Freunden und Kollegen gedankt, die durch ihre Unterstützung zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

LEBENSLAUF

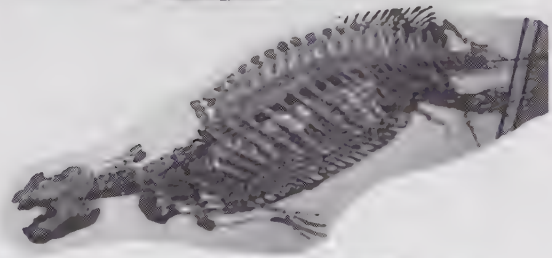
Name:	Christiane Vogt
Geboren:	1.4.1955 in Jever/Oldbg.
Eltern:	Prof. Dr. Paul Vogt, Museumsdirektor Lore Vogt, geb. Feuerherdt, Hausfrau
Schule:	1961-1964 ev. Volksschule (Meisenburgschule) Essen-Bredeney 1964-1968 (5.-8. Klasse) Mädchengymnasium Essen-Bredeney 1968-1973 (9.-13. Klasse) Musisches Gymnasium Essen-Werden Reifeprüfung Mai 1973
Studium:	WS 1973/74 Geologie, Paläontologie und Mineralogie an der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i.B. November 1975 Vordiplom in Geologie/Paläontologie November 1979 Diplom in Geologie/Paläontologie WS 1979/80 Promotionsstudium an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen. Promotion im WS 1983/84
Tätigkeiten:	1981-1983 wissenschaftliche Angestellte im Sonderforschungsbereich 53 ("Palökologie") im Projektbereich D ("Konstruktionsmorphologie") am Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen.

Die vorliegende Arbeit entstand im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 53 ("Palökologie") in der Zeit vom 1.7.81-30.6.83 unter der Anleitung von Herrn Prof. F. Westphal und Herrn Privatdozent Dr. habil. W.-E. Reif.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten: H.Genser, J.Hahn, L.Hottinger, S.Kuss, R.Maass, J.Müller-Beck, G.Osche, W.Pfeiffer, R.Pflug, S.Rahm, W.-E.Reif, A.Seilacher, F.Taborszky und W.Wimmenauer.



Henodus



Placodus

Amblyrhynchus

Abb. 1: Henodus chelyops HUENE 1936: Original zu F.v. HUENE 1936, Taf. 10 (GPIT, Ex. II). Länge Kopf/Rumpf: 0,90 m.
Placodus gigas AGASSIZ 1833: Original zu DREVERMANN 1933 (SMF). Länge Kopf/Rumpf: 1 m.
Amblyrhynchus cristatus albemariensis (SMF). Lange Kopf/Rumpf: 0,46 m.

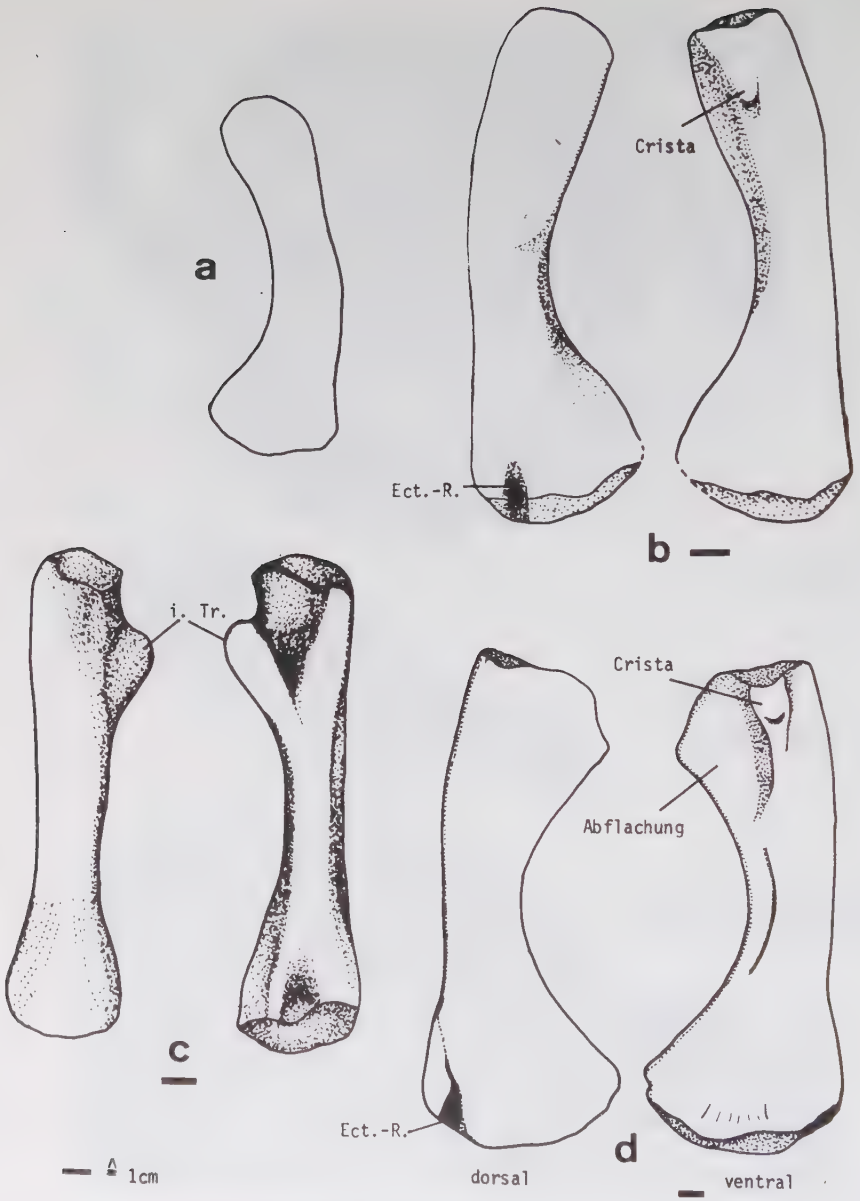


Abb. 2: Extremitätenknochen von Placodontiern

a) Paraplacodus broilii, rechter Humerus von dorsal (PIUZ)

b) ? Placodus sp., linker Humerus von dorsal (links) und ventral (rechts) (SWK, Nr. 176, ob. spinosus-Zone, Hegnabrunn b. Kulmbach)

c) Placodus gigas, rechtes Femur von dorsal (links) und ventral (rechts) (SWK, Nr. 1798, ob. Muschelkalk, Bindlach b. Bayreuth)

d) Cyamodus sp., linker Humerus (SWK, Nr. 1070, ob. nodosus-Zone)

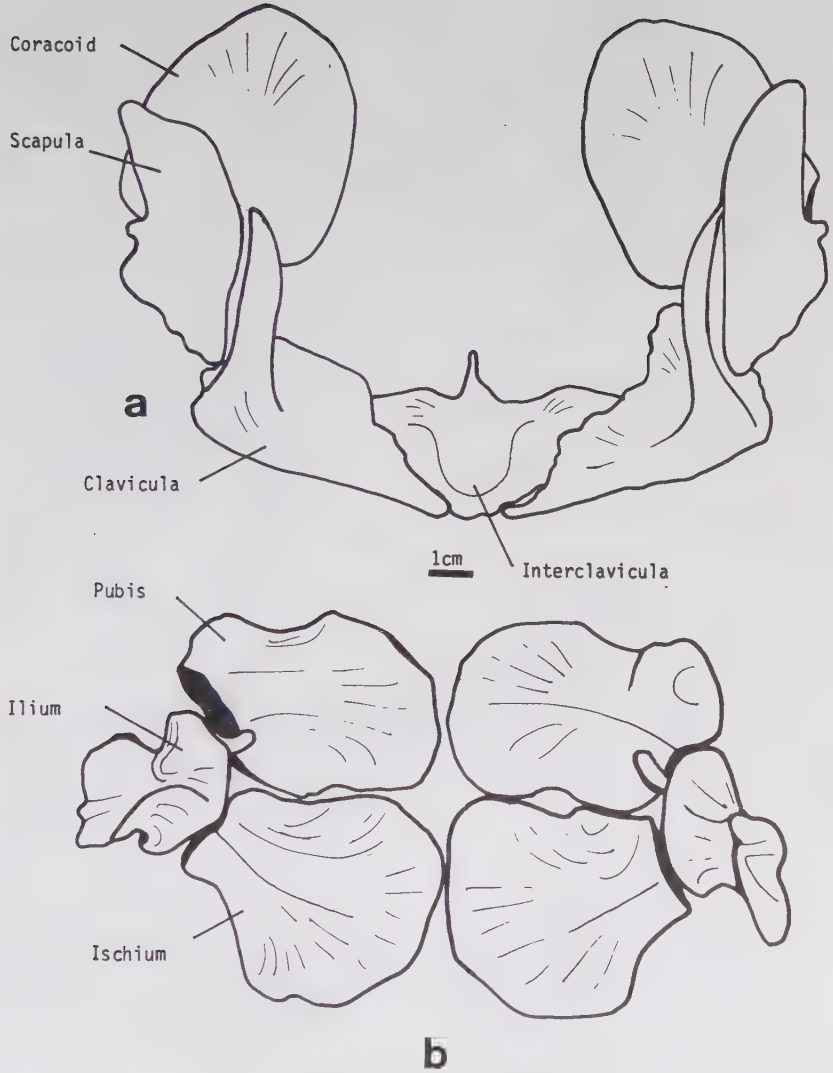


Abb. 3: Placodus gigas

a) Schultergürtel schräg von oben; nach DREVERMANN 1933

b) Becken, Dorsalansicht; nach DREVERMANN 1933

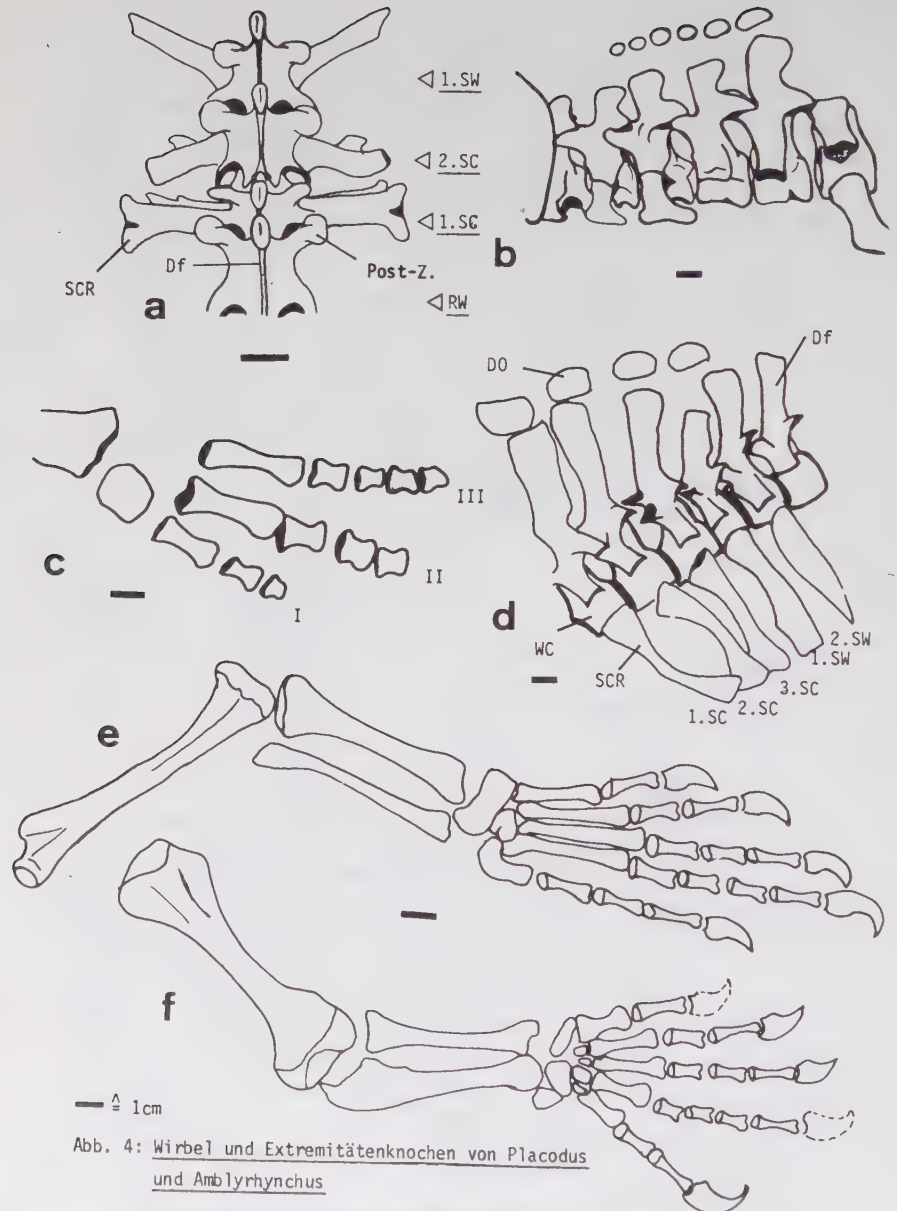


Abb. 4: Wirbel und Extremitätenknochen von Placodus und Amblyrhynchus

a) Amblyrhynchus cristatus, Sacralregion von oben (SMF, Nr. 56)
b) Placodus gigas, Halswirbelsäule (SMF)
c) Placodus gigas, linke Hand (SMF)
d) Placodus gigas, Sacralregion (SMF)
e) Amblyrhynchus cristatus, rechte Hinterextremität (SMF, Nr. 56)
f) Amblyrhynchus cristatus, rechte Vorderextremität (SMF, Nr. 56)

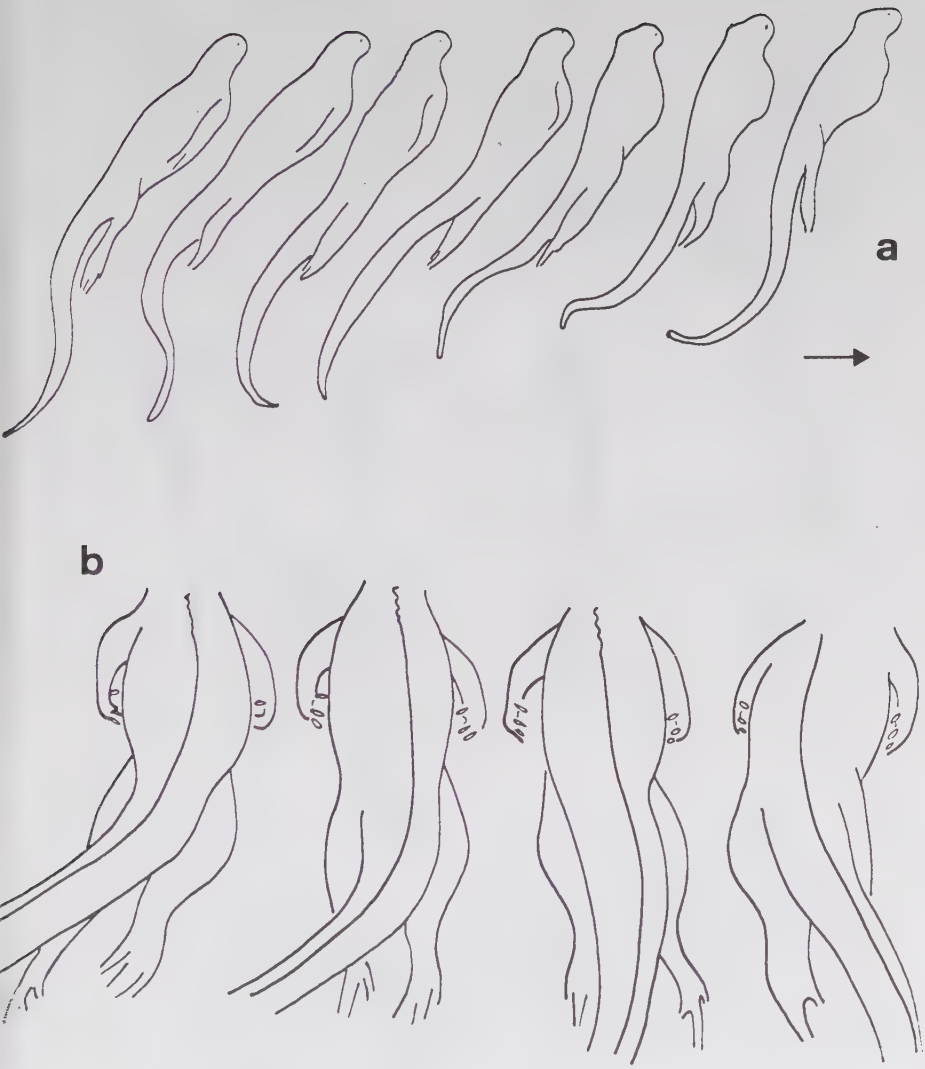


Abb. 5: Schwimm-Sequenzen von Amblyrhynchus cristatus

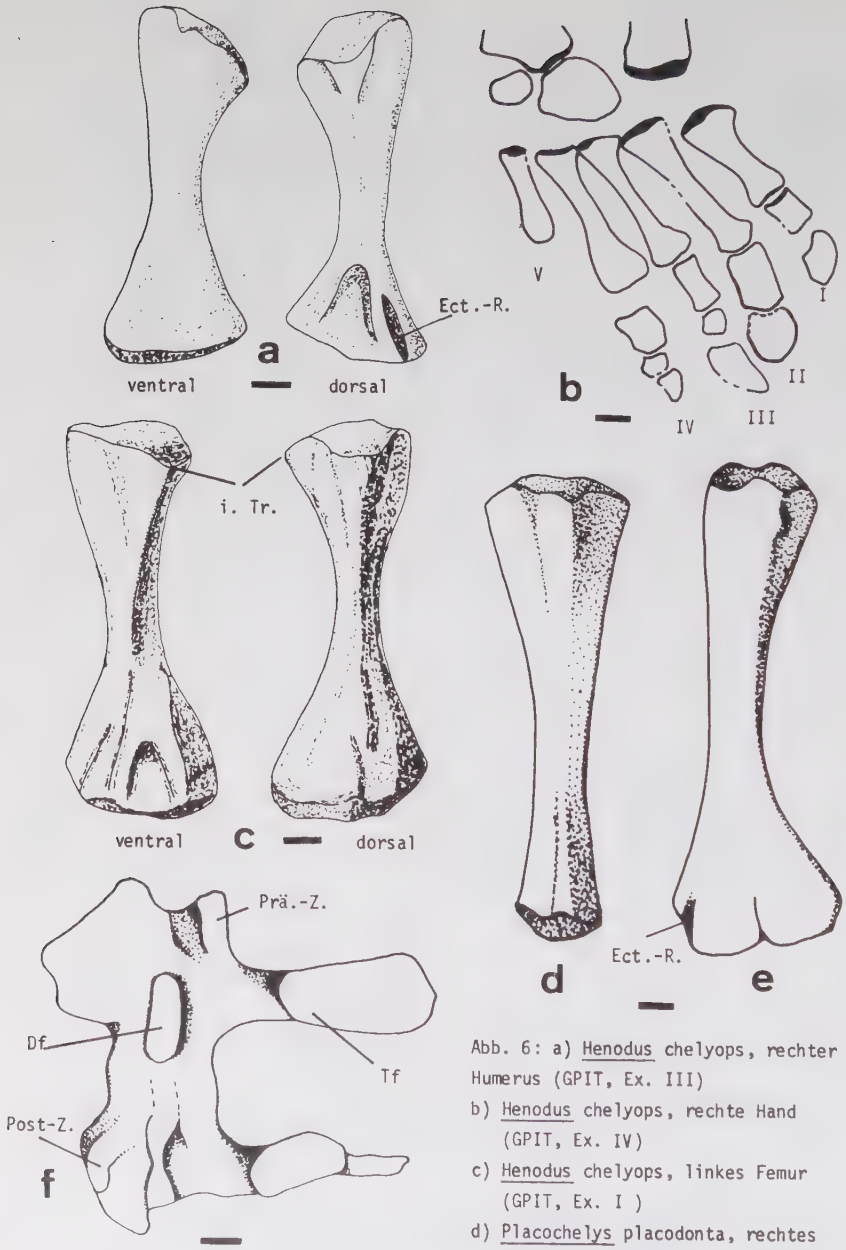


Abb. 6: a) Henodus chelyops, rechter Humerus (GPIT, Ex. III)

b) Henodus chelyops, rechte Hand (GPIT, Ex. IV)

c) Henodus chelyops, linkes Femur (GPIT, Ex. I)

d) Placochelys placodonta, rechtes Femur, Seitenansicht (Budapest)

e) Placochelys placodonta, linker Humerus von dorsal (Budapest)

f) Gepanzerter Placodontier, Serie von verschmolzenen Thoracalwirbeln (ZIUJ, T.R. 1828)

— ≙ 1cm

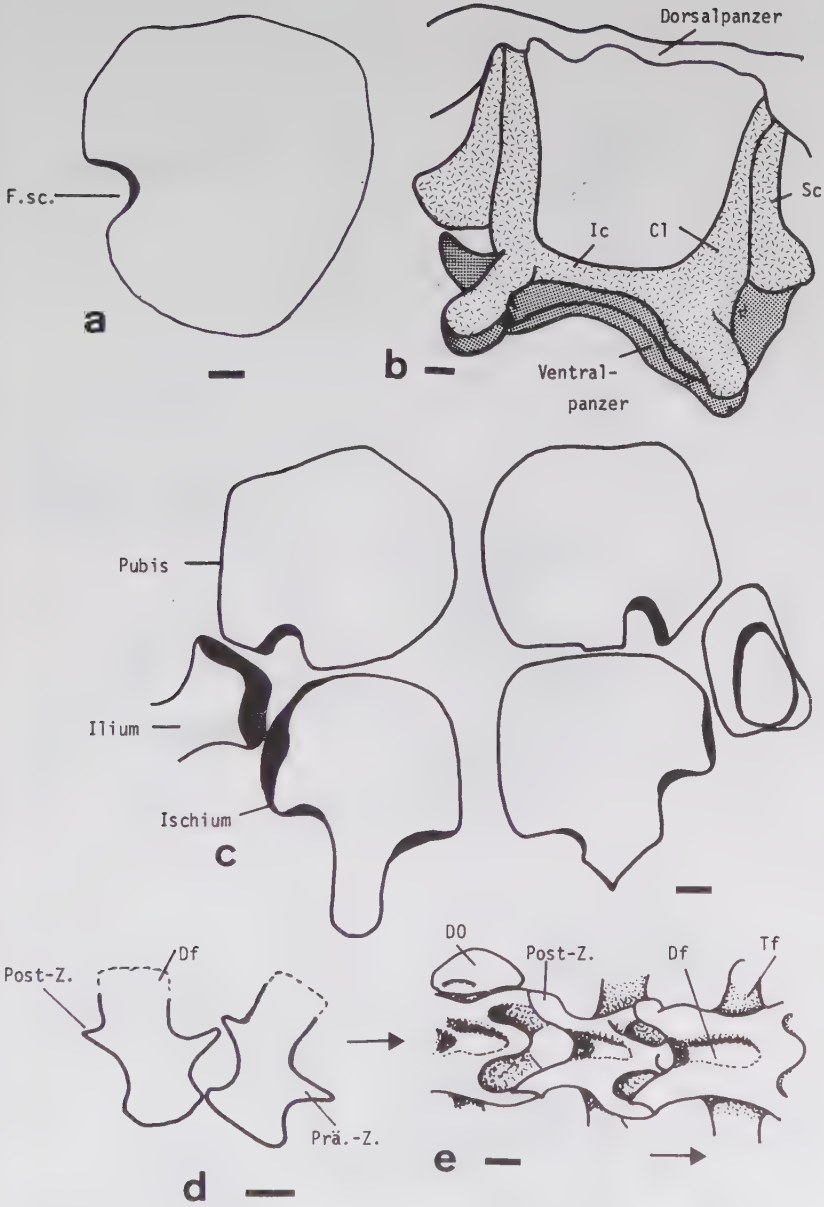


Abb. 7: Henodus chelyops

a) Rechtes Coracoid (GPIT, Ex. II)
b) Schultergürtel von vorn (GPIT, Ex. II)
c) Becken, Ventralansicht (GPIT, Ex. II)
d) Neuralbögen der Schwanzwirbel 11 und 12 (GPIT, Ex. II)
e) 2.-4. Halswirbel von oben (GPIT, Ex. I)

— ≙ 1cm

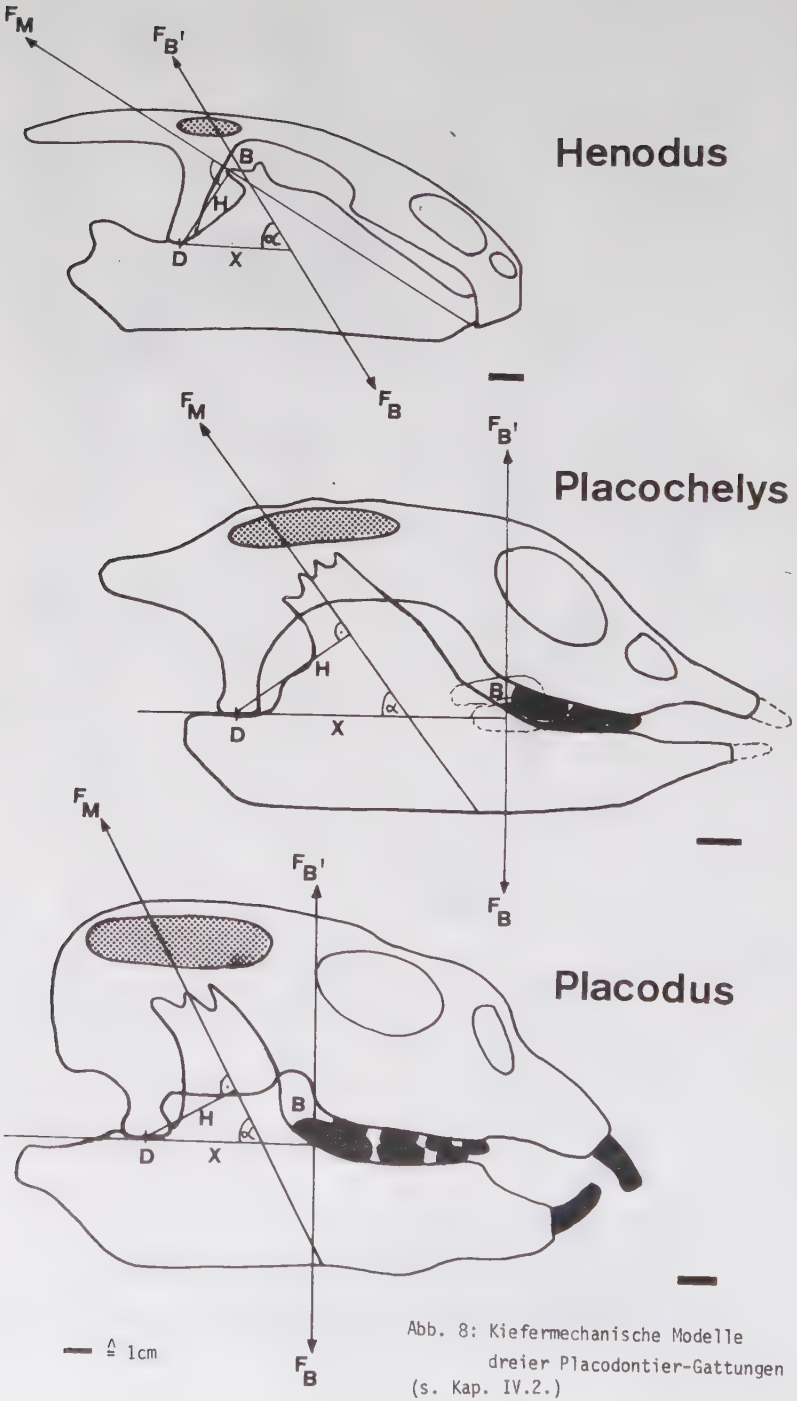


Abb. 8: Kiefermechanische Modelle dreier Placodontier-Gattungen (s. Kap. IV.2.)

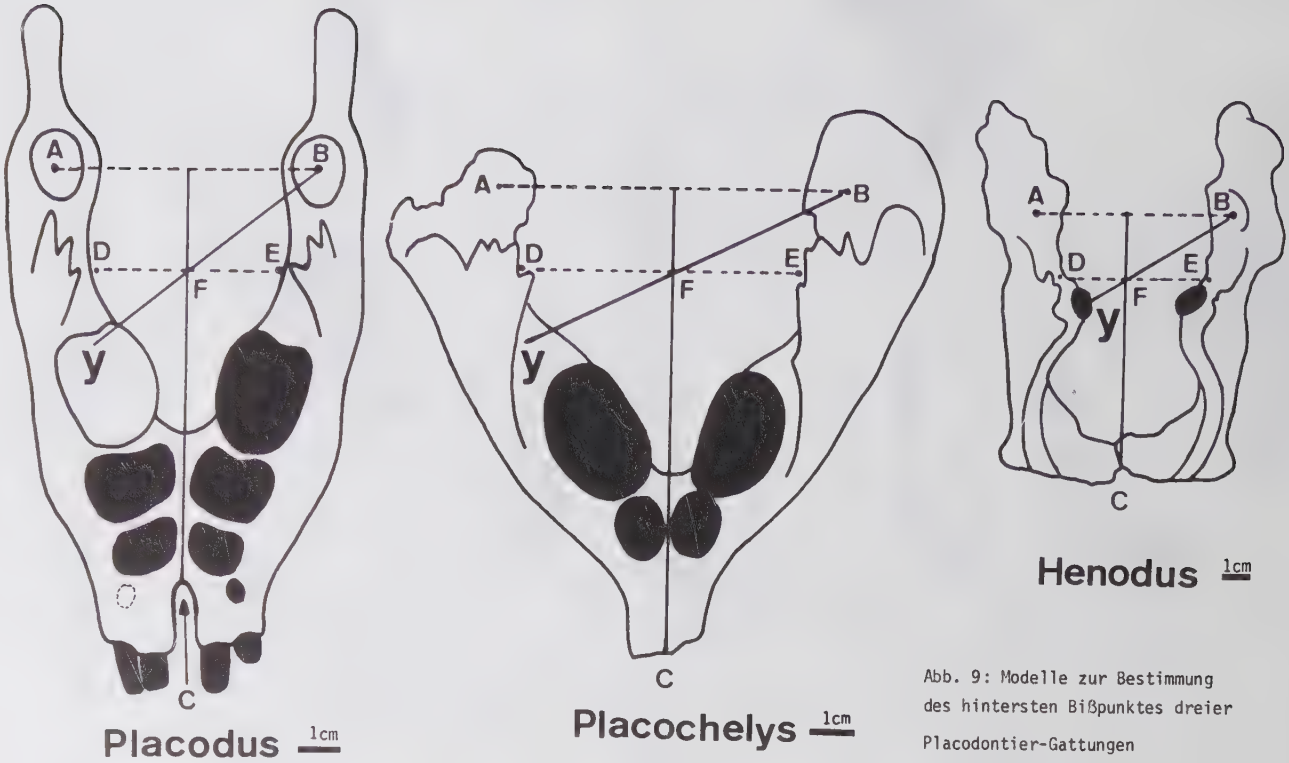


Abb. 9: Modelle zur Bestimmung des hintersten Bißpunktes dreier Placodontier-Gattungen
Erläuterungen: Siehe Abb. 12

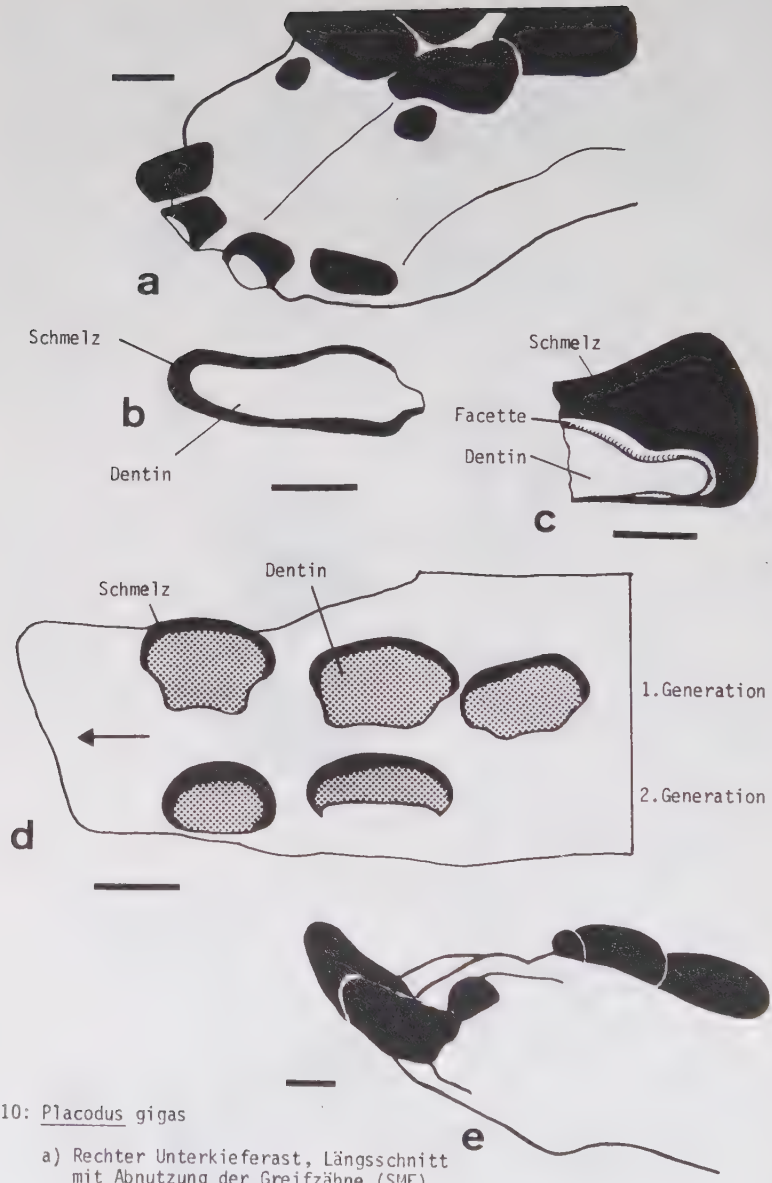


Abb. 10: Placodus gigas

a) Rechter Unterkieferast, Längsschnitt mit Abnutzung der Greifzähne (SMF)
b) Greifzahn, Längsschnitt (SMF)
c) Palatinzahn mit Zahnabnutzungsfacette (CHK)
d) Rechter Unterkieferast, Längsschnitt, 2 Generationen (SMF, R 378)
e) Linkes Dentale mit Zahnwechsel des Greifzahnes (CHK, mo_1)

— ≙ 1 cm

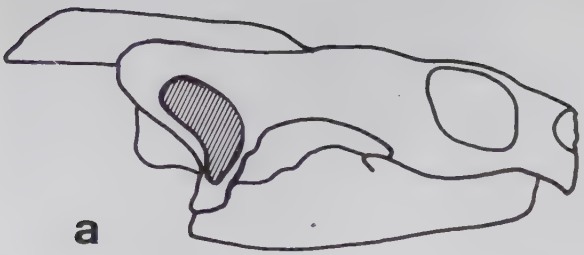


Abb. 11: Chelydra serpentina, Schädel 1cm

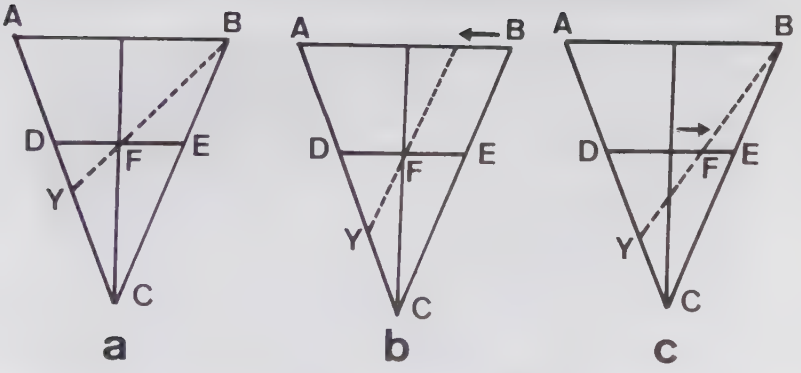


Abb. 12: Kiefermechanisches Modell zur Vorverlegung des hintersten Bißpunktes bei Placochelys placodonta

a) Normalfall bei Placodus und Henodus: Symmetrisches Beißen, A balanciert, B arbeitet

b) Unilaterales Beißen; Verschiebung der Aktivität von B nach A.

c) Asymmetrische Muskelaktivität = Asymmetrisches Beißen

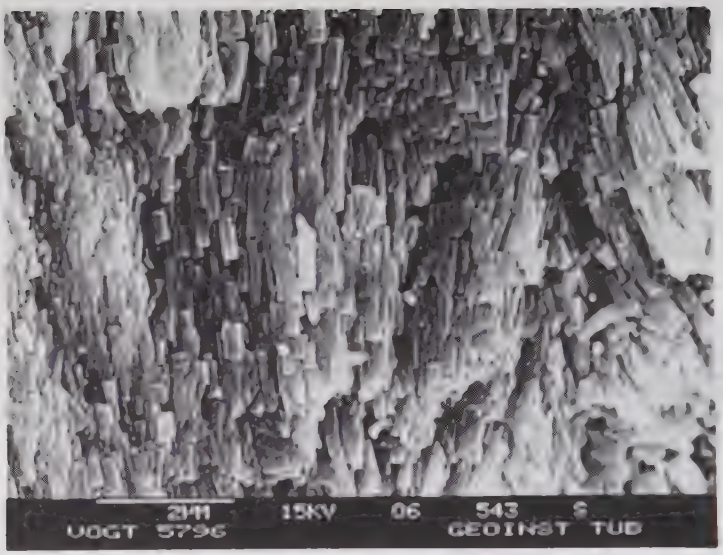
A, B = Kiefergelenke

C = Vorderende der Unterkiefersymphyse

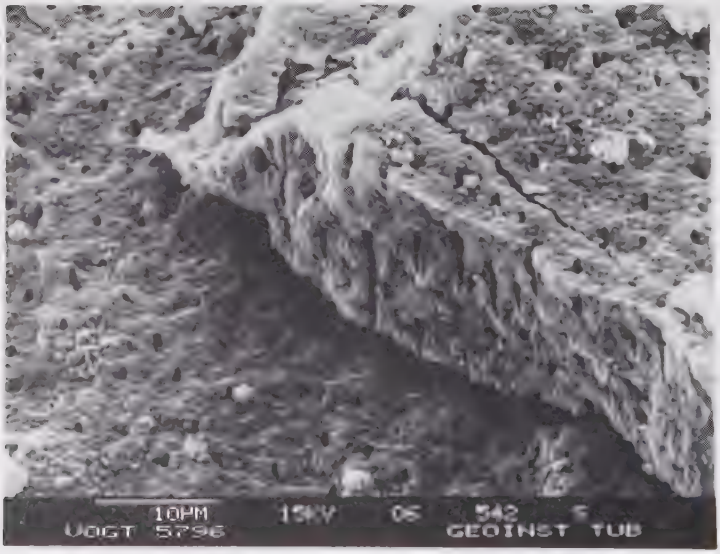
AC, BC = Kieferäste

D, E = Positionen der Vektoren der vertikal agierenden Muskelkräfte

Y = Hinterster Bißpunkt bei symmetrischen Muskelaktivitäten



a



b

Abb. 13: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen eines Greifzahnes von Placodus gigas

a) Schmelz mit Einzelkristalliten (senkrecht zur Zahnoberfläche)

b) Dentin mit Dentin-Kanälchen; Diagonale von der linken unteren Bildecke zur rechten oberen Ecke entspricht der Längsachse des Zahnes, wobei dessen Spitze rechts oben liegt.

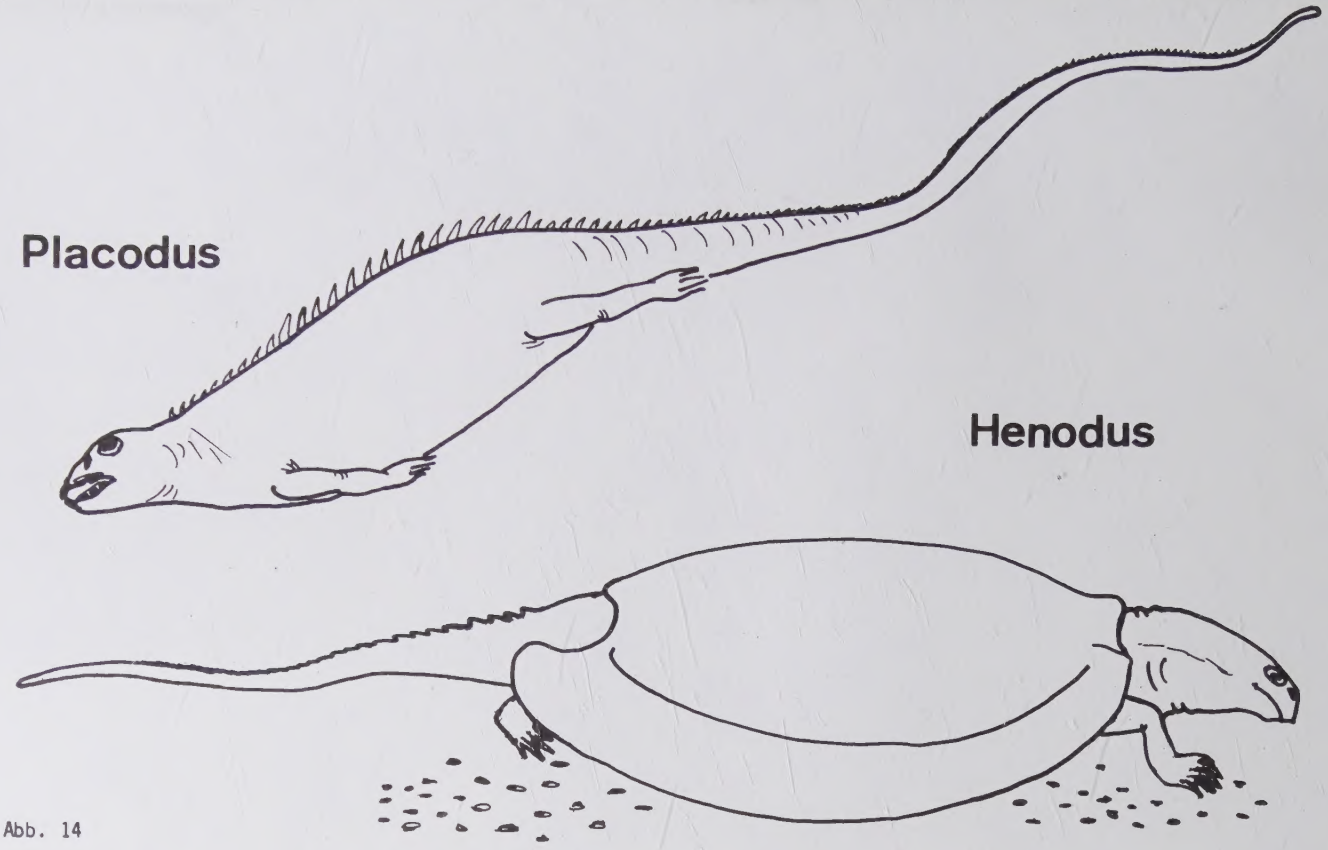


Abb. 14

Druck Köhler Tübingen